

**Påverkar vårens ankomsttid och vårflyttningens tidpunkt  
lövsångarens (*Phylloscopus trochilus*)  
populationsdynamik?**

Marianne Karlemo

Pro gradu-avhandling

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Miljö- och marinbiologi

Åbo Akademi

2019

## ÅBO AKADEMI – FAKULTETEN FÖR NATURVETENSKAPER OCH TEKNIK

## Abstrakt för pro gradu-avhandling

Ämne: Miljö- och marinbiologi	
Författare: Marianne Karlemo	
Arbetets titel: Påverkar vårens ankomsttid och vårflyttningens tidpunkt lövsångarens ( <i>Phylloscopus trochilus</i> ) populationsdynamik?	
Handledare: Andreas Lindén	Handledare: Markus Öst
<p>Långdistansflyttare som livnär sig på insekter spekuleras lida av trofisk skiljaktighet. Trofisk skiljaktighet syftar på en dissonans mellan å ena sidan fågelns ankomsttid och häckning samt å andra sidan toppen av abundans hos dess föda, på grund av att våren kommer tidigare till följd av den pågående klimatförändringen. Hypotesen i denna avhandling är att lövsångarens, <i>Phylloscopus trochilus</i>, minskande häckningsframgång och populationstäthet orsakats av trofisk skiljaktighet. Lövsångaren migrerar från Afrika för att häcka i bland annat södra Finland, som är forskningsområdet i denna avhandling. Variabler som beskriver vårens ankomst samt lövsångarens flyttning och demografi analyserades statistiskt för åren 1987–2015. Även sommarens väder testades som en alternativ orsak till variationen i häckningsframgång. Eftersom lövsångaren är en insektivor observerades också mönster i larvabundans på björkar under fyra år.</p> <p>Populationstätheten och häckningsframgången hade de facto en minskande trend men inga signifikanta trender hittades i vårens tidpunkt, vädret på sommaren eller flyttningstidpunkten. Fluktuationer i vårens tidpunkt kunde dock delvis förklara variationen i lövsångarens flyttningstidpunkt. Larverna på björk visade tydliga inomårstoppar, men mest iögonfallande var de stora skillnaderna i den årliga totala mängden larver. I den slutliga analysen förklarades variationen i häckningsframgången bäst av tidstrenden och sommarens temperatur istället för av vårens tidpunkt i förhållande till lövsångarens ankomsttid. Detta tyder på att trofisk skiljaktighet inte är den huvudsakliga orsaken till lövsångarens populationsminskning. Sommarens temperatur kan däremot tänkas spela en viktig roll för ungarnas överlevnad eftersom varma somrar minskar risken för hypotermi och bidrar till en högre larvabundans.</p>	
Nyckelord: Trofisk skiljaktighet, häckningsframgång, klimatförändring, fenologi, <i>Phylloscopus trochilus</i>	
År: 2019	Sidoantal: 64

## ÅBO AKADEMI UNIVERSITY– FACULTY OF SCIENCE AND ENGINEERING

## Abstract for master's thesis

Study programme: Environmental and marine biology	
Author: Marianne Karlemo	
Title: Is the willow warbler's ( <i>Phylloscopus trochilus</i> ) population dynamic affected by the timing of spring and spring arrival?	
Supervisor: Andreas Lindén	Supervisor: Markus Öst
<p>Birds that migrate long distances and feed on insects are speculated to suffer from trophic mismatch. Trophic mismatch refers to a dissonance between the bird's arrival and breeding and the peak of abundance of its food, because spring comes earlier as a result of the ongoing climate change. The hypothesis in this thesis is that the willow warbler's, <i>Phylloscopus trochilus</i>, declining breeding success and population density are caused by trophic mismatch. The willow warbler migrates from Africa to breed in southern Finland, which is the research area in this thesis. The time of spring and arrival time and demographics of the willow warbler were analyzed statistically for the years 1987–2015. The summer weather was also tested as an alternative cause of the variation in breeding success. Since the willow warbler feeds on insects, patterns of abundance of larvae on birches were also observed for 4 years.</p> <p>The population density and breeding success had, in fact, a decreasing trend, but no significant trends were found in time of spring, weather in summer or time of migration. Fluctuations in time of spring could, however, partly explain the variance in the willow warbler's time of arrival. Larvae on birch showed clear peaks in abundance, but most noticeable were the large differences in the annual total amount of larvae. In the final analysis, the variation in breeding success was best explained by the trend in time and the temperature in summer, instead of by the time of spring in relation to the arrival time of the willow warbler. This indicates that trophic mismatch is not the main cause of the willow warbler's decline. The summer temperature, on the other hand, is likely to play an important role in the survival of the young, as warm summers reduce the risk of hypothermia and contribute to a higher abundance of larvae.</p>	
Keywords: Trophic mismatch, breeding success, climate change, phenology, <i>Phylloscopus trochilus</i>	
Year: 2019	Number of pages: 64

## Innehållsförteckning

1. Introduktion.....	1
1.1 Forskning inom trofisk skiljaktighet .....	3
1.2 Ankomst till häckningsområdet.....	4
1.2.2 Hur fåglar kan anpassa sig till varmare vårar.....	6
1.3 Minskande fågelpopulationer .....	8
1.4 Andra orsaker som kan påverka häckningsframgång.....	9
1.5 Lövsångarens ekologi.....	11
1.5.1 Lövsångaren som studiesystem.....	14
1.6 Frågeställningar och prediktioner.....	14
2. Material och metoder .....	16
2.1 Studieområde.....	16
2.2 Data och variabler av intresse .....	17
2.2.1 Larvdata.....	17
2.2.2 Flyttningsdata .....	19
2.2.3 Väderdata.....	20
2.2.4 Populationstäthet och häckningsframgång.....	21
2.3 Statistiska analyser .....	22
2.3.1 Analys av larvförekomst.....	24
2.3.2 Analys av flyttningstidpunkt .....	25
2.3.3 Analys av väderdata .....	27
2.3.4 Analys av populationsdata.....	27
2.3.5 Modellval och slutliga analysen.....	28
3. Resultat.....	30
3.1 Populationsstorleken i relation till häckningsframgången .....	30
3.2 Larvernas fenologi.....	31
3.3 Flyttningstidpunkten.....	35
3.4 Vårens tidpunkt och sommarens väder .....	36
3.5 Häckningsframgången i relation till våren och sommaren.....	39

4. Diskussion .....	41
4.1 En jämförelse mellan vårens tidpunkt och lövsångarens flyttningstidtabell.....	41
4.2 Larvernas fenologi.....	43
4.3 Trofisk skiljaktighet.....	45
4.4 Lövsångarens häckningsframgång, populationstäthet och möjliga orsaker till populationsminskningen.....	48
4.5 Slutsatser och spekulationer .....	53
Tillkännagivanden .....	56
Litteraturförteckning .....	57

## 1. Introduktion

Trofisk skiljaktighet (*trophic mismatch*) går ut på att olika trofinivåers fenologi reagerar olika snabbt på förändrade klimatförhållanden. Begreppet *fenologi* syftar på periodiska fenomen inom djur- och växtriket över årtiderna. Till exempel antas små och växelvarma organismer så som insektslarver reagera snabbare på en tidigare vår än flyttfåglar som använder insektslarverna som föda men har svårt att förutspå hur våren framskrider på distans. Om detta sker försenar sig fåglarna från larvtoppen som de behöver för att mata sina ungar. Dock påverkas inte bara insekterna utan även tidpunkten för fåglarnas ankomst på våren av väder, och har generellt sett blivit tidigare när klimatet blivit varmare (Lehikoinen *et al.* 2004, *et al.* 2006, Rubolini *et al.* 2007). Långdistansflyttare anses dock inte ha helt samma förutsättningar som kortdistansflyttare att aktivt påverka tidpunkten för ankomst till nordliga häckningsområden och att justera den till årlig variation i vårens tidpunkt. De tros ha en kraftigt genetiskt betingad flyttningstidtabell som styrs av dagens längd, och kan därför ha svårt att förutspå vårens framskridande (Gwinner 1996).

För att testa hypotesen om trofisk skiljaktighet granskades i denna studie lövsångaren, *Phylloscopus trochilus*, eftersom den är en långdistansflyttare, en utpräglad insektivor och dess population i Finland har en minskande trend. Lövsångarens övervintringsområde ligger i tropiska Afrika och fågeln är känd som Finlands vanligaste fågelart, men uppvisar en minskande populationstrend och misstänks enligt nyaste bedömningar vara fåtaligare än bofinken, *Fringilla coelebs*, visserligen med fluktuationer mellan åren (Valkama *et al.* 2011, Piha 2014, Väisänen och Lehikoinen 2013). Även många andra långdistansflyttare som övervintrar i tropiska Afrika har minskat (Vickery *et al.* 2014). Det kan tänkas att detta kan bero på trofisk skiljaktighet. Ifall fåglarna fortfarande anländer från flyttningen då de brukar men våren kommer tidigare, inträffar tiden för största födobehovet hos fågelungarna och tidpunkten för största födoutbudet inte mera samtidigt. Detta kan ha en negativ inverkan på fåglarnas reproduktionsframgång och därmed populationsdynamik. Speciellt insektivorer har föreslagits lida av detta, eftersom mängden insekter kan fluktuera starkt med årtiderna. På grund av detta granskades i detta arbete även förekomsten av larv på björk. Lövsångaren söker sin föda från undre sidan av björkars och andra lövträds blad (Nyström 1991), och kan därför tänkas påverkas

av fluktuationer i dessa larvers förekomst.

Häckningsområdet som granskades i denna avhandling var södra Finland med nordlig gräns lite ovanför Karleby (vid 64°N). Hädanefter kommer benämningen södra Finland syfta på detta forskningsområde. Trots att trofisk skiljaktighet har studerats aktivt, har inga studier gjorts i Finland eller Norden där vårens framskridande och fåglarnas ankomst relaterats till i tropiska Afrika övervintrande flyttfåglars demografi. Syftet med denna pro gradu-avhandling är att undersöka ifall tillbakagången av lövsångare i södra Finland, eller artens populationsväxlingar mera generellt, kan vara kopplade till trofisk skiljaktighet. Förväntningen är att en allt senare ankomst i förhållande till en allt tidigare vår leder till lägre reproduktiv framgång och därmed relativt sett lägre populationstäthet påföljande år.

Även ifall hypotesen inte skulle stämma, och den trofiska skiljaktigheten inte de facto skulle ha ökat, är det ett intressant resultat i sig och visar att fenomenet kanske inte är så relevant i södra Finland som man befarar i ljuset av till exempel nederländska studier (Both *et al.* 2006 och 2009b). Som en alternativ förklaring till populationsminskningen studeras också om sommarens väder kan förklara minskningen eller fluktuationerna i lövsångarens häckningsframgång mellan åren. Regniga och kalla somrar förväntas leda till lägre häckningsframgång och minskande populationstäthet, då både insekttillgången är sämre och ungarna kräver mera näring för att hålla upp värmen.

Näst kommer trofisk skiljaktighet att diskuteras närmare i ljuset av tidigare forskning. Därefter diskuteras fåglars ankomst till häckningsområdet. Bland annat trender i vårflyttning och möjliga sätt hur fåglar kan eller inte kan anpassa sig till förändringar i väderförhållanden tas upp eftersom dessa teman är centrala för trofisk skiljaktighet. För att få en bild av hur utbrett problemet med minskande fågelpopulationer är, diskuteras sedan trender i populationstäthet för fåglar i Europa, samt närmare för lövsångaren i Finland. Eftersom en försämrad häckningsframgång inte behöver orsakas av trofisk skiljaktighet tas också alternativa orsaker till en nedåtgående trend upp. Introduktionskapitlet avslutas med en beskrivning av lövsångarens ekologi och varför den lämpar sig bra som ett studiesystem, samt en genomgång av frågeställningar och prediktioner som denna avhandling kretsar kring.

### 1.1 Forskning inom trofisk skiljaktighet

Redan sedan 1960-talet har man kunnat urskilja förändringar i fenologier hos olika arter i tempererade regioner (Thackerey *et al.* 2010). Enligt samlingsverket Møller *et al.* (2004) och referenser däri är den hos fåglar typiska styrkan av fenologiska responsen på temperaturförändringar två dagar per grad Celsius. Växter hade en betydligt starkare reaktion: 6–8 dagar per grad Celsius. Fastän liknande storskaliga studier bara kan berätta begränsat om populationsindividuella tidsmässiga anpassningsproblem, visar de ändå att olika grupper sannolikt reagerar olika på temperaturförändringar. På grund av skillnader i graden av förändring hos olika arter finns det en viss oro för att födoutbud och -behov inte längre är synkroniserade (Visser *et al.* 2006). Växters vårfenologi styrs i första hand av temperaturen. Den allt tidigare lövsprickningen på våren (Badeck *et al.* 2004) kan mycket väl vara en följd av klimatförändringen. Fåglar, speciellt långdistansflyttare, är däremot relativt beroende av fotoperioden för sin flyttning, vilket kan förorsaka skillnader mellan arter som reagerar på temperaturen och arter som reagerar på fotoperioden då klimatförändringen framskrider.

Fenomenet är välstuderat i Holland med arten svartvit flugsnappare, *Ficedula hypoleuca*. I till exempel studien av Both *et al.* (2006) studerades nio olika populationer av svartvit flugsnappare. Det visade sig att de populationer som häckade i områden där larvtoppen var tidig minskade med 90 %, medan de populationer som häckade på områden med en sen larvtopp minskade med bara 10 %. Detta tyder på att en tidigare larvtopp förorsakad av en varm vår kan ha betydande konsekvenser för populationsdynamiken. En viktig orsak till att den svartvita flugsnapparen inte anpassat sig i lika stor grad till klimatförändringen som larverna som den använder som föda, tros vara att den helt enkelt anländer för sent från sitt övervintringsområde. Fastän den svartvita flugsnapparen häckar tidigare varmare år och intervallet mellan ankomst, äggläggning, ruvning och kläckning då är kortare, räcker det inte för att kompensera för en försenad ankomst (Both och Visser 2005).

Även häckningshabitatets årstidsvariationer har en stor betydelse. Ju större årstidsvariationerna är, desto kortare är födotoppen och desto viktigare är det att fåglarna anländer vid rätt tidpunkt (Both *et al.* 2006 och 2009b). Därför anses trofisk skiljaktighet vara av större betydelse i habitat med tydligare årstidsvariationer, främst i lövskogar. Barr- och blandskogar, som är vanligare i Norden än i Centraleuropa, har inte lika starka larvtoppar som de sydligare lövskogarna (Gibb



och Betts 1963, Van Balen 1973, Eeva *et al.* 2000).

I Holland har trofisk skiljaktighet inte endast studerats med svartvita flugsnappare, utan också med mesar (*Paridae*), som är stannfåglar (till exempel Visser *et al.* 2004). Mesarna måste använda sig av prediktiva signaler i omgivningen eftersom beslutet om äggläggning görs väl i förhand före den bästa larvtoppen och det största behovet av föda. En viktig signal är dagslängden, men eftersom dagslängden inte påverkas av klimatförändringen eller årlig variation i klimatet kommer mesarna inte att kunna anpassa sin reproduktion rätt bara med stöd av den. Mesarna kan använda temperaturen och lövens sprickning för att förutspå bästa ägglägningsdatum, men eventuellt bruk av dagslängden som signal är definitivt en restriktion mot en anpassning till förändringar i klimatet. Mesarna tros dock ändå ha en bättre chans att anpassa sig till variation än långdistansflyttare (Visser *et al.* 2004).

Också i Finland, i Uleåborg, har trofisk skiljaktighet studerats hos mesar, som här är stannfåglar eller kortdistansflyttare. I till exempel Vatka *et al.* (2011) var resultatet dock motsatt från redan beskrivna studier i Holland. Inga tecken på trofisk skiljaktighet hittades fastän varmare vårar ledde till att larvtoppen i området tillföll tidigare. Istället uppvisade mesarna en bättre tidsmässig anpassning till födotillgången vilket till och med ledde till en måttligt förbättrad reproduktion. Resultatet kan bero på det nordliga läget som gynnas av varmare vårar, men det finns även andra studier i England (Cresswell och McCleery 2003) och Tjeckien (Bauer *et al.* 2010) som funnit samma trend, alltså att den trofiska skiljaktigheten inte ökat bland mesar trots en varmare vår. Dessa varierande resultat tyder på att mera forskning inom olika habitat och arter behövs för att kunna kartlägga klimatförändringens effekter på olika fågelpopulationer.

## 1.2 Ankomst till häckningsområdet

Fågelflyttning har iakttagits redan sedan länge eftersom migrationsdata fungerar som en bra indikator för vårens ankomst. Därför finns det fenologiska data från till och med över 200 år i Europa (von Haartman 1956). Dessa långtidsdataserier gör det möjligt att observera hur flyttningen påverkas av både kallare och varmare perioder till skillnad från korta tidsserier som bara ger information om hur miljön reagerar på en klimatuppvärmning.

Ur ett längre tidsperspektiv har klimatet genomgått både uppvärmningar och nedkylningar. Den

senaste uppvärmningsperioden anses ha börjat kring 1960 (Walther *et al.* 2002), men också senare början har definierats beroende på regionala och årstidsberoende temperaturer. Vårtemperaturen har stigit i den tempererade zonen under de senaste 30 åren vilket lett till allt tidigare fenologi hos växter, evertebrater (Harrington *et al.* 1999, Root *et al.* 2003), samt till exempel till tidigare fågelflyttning. Dygnsrytmen anses dock kontrollera migrationsstarten från övervintringsområden. Med svarthättan, *Sylvia atricapilla*, som modellorganism har det undersökts mycket inom genetik och migration. Dygnsrytmen anses spela en stor roll i kontroll av fågelflyttning och reaktionerna på dygnsrytmen anses vara genetiskt betingade (Berthold 1990). Det finns forskning som tyder på att migrationstendensen och -tidpunkten ärvs genetiskt från generation till generation hos flyttfåglar (Berthold och Querner 1992), vilket skulle göra tidpunkten för migration till en relativt icke flexibel variabel. Hos långdistansflyttare som övervintrar i tropikerna är flyttningstidpunkten under endogen kontroll (Berthold 1996, Gwinner 1996) och signalerna som sätter igång migrationen är sannolikt inte länkade till klimatet på häckningsområdet. Klimatuppvärmningen har dock möjliggjort tidigare ankomst till häckningsområdet på grund av tidigare och större tillgänglighet på föda (Harrington *et al.* 1999, Walther *et al.* 2002), och många populationer har, trots möjliga restriktioner, rapporterats flytta tidigare.

Lövsångaren har exempelvis tidigare lagt sin ankomst till Gotland. Hedlund *et al.* (2015) undersökte ifall det skett förändringar i lövsångarens flyttningstidpunkt på ön och kom fram till att tidiga flyttarna och mediantidpunkten för flyttningen blivit tidigare mellan åren 1990 och 2012. Lövsångarhanarnas mediantidpunkt för flyttning visade sig ha tidigare lagts mest (6,3 dagar). Då ankomstdatum för endast de individerna som häckade på Gotland granskades, påvisades att fåglarna börjat anlända 6 dagar tidigare mellan årsperioderna 1992–1993 och 2011–2013.

Förutom flyttningstidpunkt, har det även forskats inom äggläggningstidpunkt. En positiv korrelation mellan ankomstdatumet och häckningsdatumet kan inte tas för givet, trots att det nog oftast tycks vara så. Korrelationen mellan ankomst- och häckningsdatum är signifikant hos många arter men inte hos alla arter och geografiska områden (Ahola *et al.* 2004, Laaksonen *et al.* 2006). Hedlund *et al.* (2015) som jämförde ankomstdatum och ägglägningsdatum hos lövsångaren på Gotland kom fram till att ägglägningsdagen blivit 5 dagar tidigare då årsperioderna 1992–1993 och 2011–2013 jämfördes. Som nämndes i föregående stycke hade

ankomstdatumet blivit 6 dagar tidigare mellan dessa perioder för samma population, vilket tyder på att lövsångarens ankomst- och häckningstidpunkt hade en liknande trend. Även enligt en studie i Storbritannien hade lövsångarens första ägglägningsdag, som är ungefär i mitten av maj, blivit tidigare med åren (Morrison *et al.* 2015). Samma studie kom fram till att lövsångaren tidigarelagt sin häckningstidpunkt mellan 0,09 och 0,14 dagar/år under åren 1965–2007 beroende på område.

Fåglar kan skilja sig i hur de reagerar på uppvärmningen på individnivå. Vissa är känsligare än andra och detta har kunnat ses i förändringar i migrationsfördelningars position, form och spridning (Møller *et al.* 2004). Termen migrationsfördelning syftar på hur antalet flyttare är fördelade under flyttperioden. De tidigast flyttande fåglarna i en population, alltså början av migrationsfördelningen, verkar exempelvis reagera starkare på uppvärmningen än fåglarna nära medianen och medelvärde (Vähätalo *et al.* 2004). Morrison *et al.* (2015) rapporterade att lövsångarens tidigare häckning på forskningsområdet i Storbritannien lett till proportionellt mera tidigt häckande lövsångare i jämförelse med fåglar som häckar i mitten eller i slutet av häckningstiden. Trots att långdistansflyttare enligt vissa studier överlag tidigarelagt sin ankomst till Nordeuropa i alla skeden av migrationsfördelningen ses den starkaste responsen ändå i den tidiga fasen av flyttningen (Jonzén *et al.* 2006). Det bör dock beaktas att en starkare reaktion hos början av migrationsfördelningen också helt enkelt kan bero på att temperaturen i början av våren haft en kraftigare stigande trend än temperaturen i slutet av våren och sommaren (Ahola *et al.* 2004).

#### 1.2.2 Hur fåglar kan anpassa sig till varmare vårar

Vårflyttningen kan förtidigas på grund av tre orsaker. Den första orsaken är en genetisk mikroeolutionär respons på selektionstrycket för tidigare häckning. Den andra orsaken är en fenotypisk plastisk respons till trender i väder och klimatmönster på övervintringsområdet och migrationsrutten. Den tredje orsaken är en interaktion mellan de två förstnämnda, det vill säga att styrkan av den fenotypiska plastiska responsen (den så kallade reaktionsnormen) utvecklas i respons till klimatförändringen. Fåglar kan alltså ha en i olika grad beteendemässig eller evolutionär respons på klimatförändringen (Coppack och Both 2002).

Med hjälp av en evolutionär respons kan fåglar i en population så småningom börja anlända

tidigare ifall de individer som anländer tidigare får en tillräckligt stor fördel jämfört med de individer som anländer senare. När de tidiga individerna häckar framgångsrikt för de framåt gener som leder till tidigare vårflyttning hos en växande procent av populationen även i kommande generationer. Fåglar som till exempel förökar sig redan vid ett års ålder har potential till en snabb evolutionär respons till miljöförändringar. I och med att flyttningstidpunkten delvis är genetiskt betingad och det i Europa uppstått ett selektionstryck för tidigare häckning, är det sannolikt att ankomsttiden blivit till viss mån tidigare (Jonzén *et al.* 2006). För att flyttfåglar flexibelt ska kunna reagera på en förändring i häckningsområdet på ett beteendemässigt sätt, måste förändringen korrelera med förhållanden (till exempel väder) på övervintringsområdet eller migrationsrutten. Ju längre migrationsrutten är, desto osannolikare är det att förändringarna på häckningsområdet och övervintringsområdet korrelerar eftersom klimatförändringen påverkar olika områden i olika grad (IPCC 2007).

En praktisk orsak som kan leda till att fåglar anländer tidigare till sina häckningsområden kan vara att migrationsfarten ökat på grund av exempelvis ökad medvind längs rutten (Richardson 1990, Liechti och Bruderer 1998, Åkesson och Hedenström 2000) som lett till snabbare migration och mindre uppehållskostnader. En annan orsak är att migrationen av olika orsaker helt enkelt börjat tidigare. Jonzén *et al.* (2006) undersökte afro-palaearktiska flyttfåglars flytt bland annat via Capri, en ö utanför Italien. Afro-palaearktiska flyttfåglar, bland andra lövsångaren, är fåglar som övervintrar i Afrika på södra sidan om Sahara och häckar i den palaearktiska regionen. En tidigare ankomst till Capri under migrationen tydde på att en snabbare migration genom Europa på grund av varmare temperaturer där, antagligen inte var orsaken till att långdistansflyttarna tidigarelagt sin ankomst till häckningsområdet. Detta tydde istället på att avfärden från övervintringsområdet blivit tidigare eller att migrationshastigheten genom Afrika ökat (Jonzén *et al.* 2006). Båda alternativen kan vara fenotypiska responser till klimatet i Afrika. Klimatet kan leda till positiva effekter i födoutbudet (Saino *et al.* 2004), vilket förbättrar fåglarnas fysiska kondition och gör flytten effektivare (Marra *et al.* 1998). En positiv trend i Afrikas temperaturer (Hulme *et al.* 2001) har de facto föreslagits vara en orsak till att långdistansflyttare anländer tidigare till norra Europa (Cotton 2003). Stigande temperaturer i Afrika borde dock egentligen minska på produktiviteten (Gordo *et al.* 2005) och på så vis försena avfärden från övervintringsområdet. Detta stöder idén att den allt tidigare ankomsten till häckningsområdena i Europa beror på klimatdrivna mikroevo-lutionära förändringar i

tidpunkt för vårmigration (Jonzén *et al.* 2006).

### 1.3 Minskande fågelpopulationer

Fågelpopulationers storlek har länge följts med. Afro-palaearktiska fågelpopulationer har minskat under de senaste decennierna, och detta ofta i en större grad än vad kortdistansflyttare har (Sanderson *et al.* 2006, Heldbjerg och Fox 2008, Thaxter *et al.* 2010). Många i Europa häckande populationer har de facto mera än halverats under de senaste 30 åren (Vickery *et al.* 2014) vilket lett till en växande oro för fågelpopulationerna bland både forskare och politiker.

Populationsminskningarna i Europa verkar ha skett i två faser, först 1960–1980, som starkt berörde arter som övervintrar i den torra Sahel zonen och häckar på jordbruksområden, och sedan efter 1990, som mestadels påverkade arter som övervintrar i de fuktiga tropikerna och skogszonen i Guinea. Att minskningen gått i faser och går att länka ihop med övervintringsområde bestyrks av ett flertal studier (Sanderson *et al.* 2006, Møller *et al.* 2008, Thaxter *et al.* 2010, Vickery *et al.* 2014). Detta skulle kunna insinuera att även lövsångarens minskning delvis kan ha förorsakats av förhållanden på övervintringsområden. Tyvärr finns det dock inte så mycket data om afro-palaearktiska fågelpopulationer då de tillbringar tid utanför Europa, vilket gör det svårt att uttala sig om hur situationen egentligen ser ut längs migrationsrutten och i övervintringsområdena (Vickery *et al.* 2014).

Enligt PECBMS (Pan-European Common Bird Monitoring Scheme) data från 25 europeiska länder, har långdistansflyttare minskat under åren 1980–2009 i medeltal med 23 % samtidigt som stannfåglar och kortdistansflyttare minskat med bara 7 %. Under de senaste 30 åren har 71 %, alltså största delen, av de uppföljda afro-palaearktiska arterna minskat samtidigt som de resterande 29 % ökat (Vickery *et al.* 2014). Fastän de flesta arter minskat bör ändå beaktas att alla inte gjort det. Dessutom kan olika delpopulationer uppvisa motsatta trender (Morrison *et al.* 2013, Morrison *et al.* 2010), varför varje delpopulation bör undersökas skilt.

På 1970- och 1980-talet var lövsångarpopulationen i Finland som störst, men har därefter minskat med 10 % tills 2010 enligt Valkama *et al.* (2011). Enligt Birdlife International (2015) har den finska lövsångarpopulationens både långtids (1983–2012) - och korttidstrender (2001–2012) visat en minskning kring 30 %. Fastän minskningens styrka varierar råder konsensus om

att lövsångarpopulationen i Finland minskat sedan 1980-talet. En minskande populationstrend har också iakttagits i bland annat Sverige, samt Tyskland, Danmark, Schweiz, Estland, Lettland, Norge och Moldova sedan år 2000 (Birdlife International 2017), och enligt PECBMS har lövsångaren minskat med 33 % under åren 1980–2009 i Europa, vilket betyder att den årliga minskningen i medeltal varit 1,37 % (Vickery *et al.* 2014). Eftersom lövsångarpopulationerna trots allt är stabila i de flesta områden och den sammanlagda minskningen på så vis varit liten, klassas populationen som livskraftig enligt IUCN:s rödlistning (Birdlife International 2016). År 2010 uppskattades mängden häckande par i Finland ligga mellan 7 och 11 miljoner (Valkama *et al.* 2011).

#### 1.4 Andra orsaker som kan påverka häckningsframgång

Det finns också många andra mekanismer förutom trofisk skiljaktighet som kan påverka mönster av häckningsframgång under säsongen, som till exempel variation i predationstryck, väderförhållanden och möjligheten att producera ersättande eller multipla kullar (Roos 2002, Evans *et al.* 2010). Häckningsframgången påverkas starkt av väder (Eeva *et al.* 2002) och därför kan ändrade väderförhållanden ha en stor påverkan på en populations häckningsframgång och dynamik. Tidigare och längre somrar kan tänkas vara nyttiga för fåglar men kan leda till förändringar i födoutbudet vilket kan leda till problem (Both och Visser 2001). Förändrade väderförhållanden kan också möjligen leda till oväntade fenomen såsom köldknäppar när fågelungarna är för små för att klara av dem. Överlag kan kalla somrar leda till att ungarna lättare drabbas av hypotermi. Dessutom ökar då deras födobebehov för att hålla upp värmen samtidigt som deras föda, insekterna, blir inaktivare (Erikstad och Spidsø 1982). Asymmetrisk klimatförändring kan leda till att fågelungarna upplever ett allt kallare klimat under de första dagarna efter kläckning som är den mest kritiska perioden för häckningsframgången. Med asymmetrisk klimatförändring menas det när till exempel våren blir varmare och tidigare men försommaren inte gör det i samma grad (Ahola *et al.* 2004, Ludwig *et al.* 2006, Lehikoinen *et al.* 2009).

På marken häckande insektivorer, såsom lövsångaren, är sannolikt också känsliga för förändringar i nederbörd eftersom regnet påverkar fåglarnas förmåga att förse ungarna med föda (Keller och van Noordwijk 1994). Dessutom kan mortaliteten hos ungarna öka ifall marken

på vilket boet är byggt blir för vått. Markhäckande fåglar är också speciellt känsliga för bopredation, vilket gör att predationstryckets intensitet och tidpunkt starkt kan påverka häckningsframgången (Malpas *et al.* 2013). Klimatförändringen kan dessutom tänkas favorisera stannfåglar och kortdistansflyttare framför långdistansflyttare, vilket kan leda till en förändring i sammansättningen av fågelarter på ett område (Berthold 1991, Jenni och Kéry 2003). Ändrade väderförhållanden orsakade av klimatförändringen kan alltså leda till både förändrade förhållanden inom och mellan arter.

Även förändringar i skogshabitat kan påverka häckningsframgången hos fåglar som trivs i skogar, så som lövsångaren gör. Eftersom lövsångare prefererar unga björkdominerande skogar (Yapp 1962, Mason 1997), trots att de är relativt generalistiska då det kommer till häckningsplats (Simms 1985, Cramp och Brooks 1992), är det relevant att iaktta både den allmänna utvecklingen och förändringar i unga och björkdominerande skogar. Det finns gott om information om Finlands skogars åldersstruktur och trädartssammansättning sedan 1920-talet. Till exempel förändrades skogsbruket i Finland betydligt på 1940-talet. Man slutade med blädning och höggallring och började med trakthyggesbruk istället. Andelen unga skogar (under 40 åriga) sjönk kraftigt 1920–1950 men har sedan dess stigit kraftigt igen och andelen medelåldriga skogar (41–80 åriga) har sjunkit från 1950–1990 men har nu börjat sakta öka igen. På 1920-talet var andelen gamla skogar liten men steg betydligt tills 1990. Därefter har andelen dock sjunkit igen. Andelen riktigt gamla skogar (över 120 år gamla) är betydligt högre nu än på 1920-talet (Korhonen *et al.* 2017).

Nuvarande situationen med tanke på dominerande art i skogarna i södra Finland är att det finns 54 % tall, 33 % gran och 12 % lövträd, av vilka största delen består av björk. Talldominerande skogar har minskat 1930–1950 men har därefter ökat ända till 1990-talet, eftersom det planterades mycket tallar 1960–1990. Dikning av myrar gynnade också tallen. Efter 1990 har talldominerande skogar minskat igen. Speciellt unga skogar har blivit mera grandominerande. Björkdominerande skogar var som minst på 1970-talet (6 %) men har därefter ökat till 10 % i dagsläget. Skogsarealen i Finland har också vuxit sedan 1920-talet och är nu på en stabil nivå. Även mängden träd ( $\text{m}^3$ ) har ökat och närapå dubblerats sedan 1960-talet (Korhonen *et al.* 2017).

Fåglar har ofta en preferens i skogsålder och dominerande trädart för sitt häckningsområde. Om



det sker stora, övergripande förändringar i skogsbruket och passliga häckningsområden därmed minskar, kan det leda till en försämrad häckningsframgång och minskande populationstäthet. Till exempel korrelerar skogsfågelpopulationer med habitatförändringar i Storbritannien. Områden där krontak och trädens basala area växte och undervegetationen minskade associerades med minskande fågelpopulationer (Amar *et al.* 2006). Förändringarna berodde antagligen på skogarnas åldring, brist på skogsskötsel och hjortarnas betning (Morecroft *et al.* 2001, Fuller *et al.* 2005).

En försämrad häckningsframgång behöver dock eventuellt inte vara orsaken till minskande populationstätheter. En högre mortalitet kan också leda till nedåtgående populationstrender. Mortaliteten kan växa till exempel på grund av förändrade väderförhållanden på övervintringsområden och migrationsrutten.

### 1.5 Lövsångarens ekologi

Lövsångaren häckar i hela norra och mellersta Europa och Asien, och dess utbredningsområde omfattar sålunda hela Finland (Lehikoinen *et al.* 2003, Valkama *et al.* 2011). Fågeln övervintrar i de tropiska delarna av Afrika söder om Sahara och flyger varje vår för att häcka i Eurasien. Lövsångarna som förekommer i Skandinavien kan delas in i två underarter, *Phylloscopus trochilus trochilus* och *Phylloscopus trochilus acredula*, utifrån vilken väg den flyger till sitt övervintringsområde. Fåglarna som häckar i Finland hör i stort sett till *Phylloscopus trochilus acredula* underarten, men *Phylloscopus trochilus trochilus* kan också förekomma. *Phylloscopus trochilus acredula* flyger den östra rutten till östra och mellersta Afrika på södra sidan om Sahara, medan *Phylloscopus trochilus trochilus* flyger den västra rutten till västra Afrika söder om Sahara (Hedenström och Pettersson 1987, Cramp och Brooks 1992).

Ankomsten till Finland börjar oftast de första dagarna i maj, men de tidigaste lövsångarna kan dock redan skådas och höras i slutet av april. Den huvudsakliga flyttningstidpunkten är tredje veckan i maj och flyttningen fortsätter ända till mitten av juni (Lehikoinen *et al.* 2003). Den huvudsakliga höstflyttningen infaller oftast i slutet av augusti eller i början av september (Lehikoinen *et al.* 2003). Lövsångaren är en nattflyttare, vilket leder till att den under flyttningen vanligtvis observeras som rastande. Hanar anländer ofta flera dagar tidigare till häckningsområdet än honor och de försvarar sitt område aggressivt mot andra hanar.



Lövsångaren parar sig i huvudsak med bara en individ, men det kan också förekomma att både honor och hanar parar sig med flera individer. Lövsångarens territorie är kring 0,2 och 1,2 ha (Cramp och Brooks 1992).

Lövsångaren förekommer i många olika skogstyper och trivs bäst i buskiga eller unga skogar, eller skogar där träden står glest (Simms 1985, Cramp och Brooks 1992). Eftersom lövsångaren bygger bo på marken är tät undervegetation till en stor fördel fastän arten är relativt flexibel gällande häcknings- och bosättningsmiljö (Valkama *et al.* 2011). Den verkar trots sin flexibilitet preferera skogar med björkar (Yapp 1962, Mason 1997), vilket dock kan bero på att björkar ofta är pionjärer och växer i unga skogar vilket lövsångaren trivs med. Enligt Bellamy *et al.* (2009) var den mest optimala trädhöjden för lövsångaren 3,7–5,3 m, vilket tydligt prefererades framför habitat med höjden 6–11 m. Detta underströk att unga skogar passar lövsångaren bättre. Enligt en undersökning gjord i Finland (Tiainen *et al.* 1983) förklarades lövsångarens populationstäthet på olika områden till en stor del av mängden blandskog jämfört med mängden barrskog. Lövsångartätheten var högst i unga lövskogar och lundskogar. Eftersom lövsångaren trivs i unga skogar borde den profitera av hyggen och plantering av nya unga skogar eller beskogning av åkrar. Bland- och barrskogar var dock viktiga för populationerna eftersom den största delen av lövsångarna bodde i dessa områden. Jämfört med många andra skogsfågelarter hade lövsångaren en ganska bred ekologisk nisch och var inte så selektiv i skogsstruktur (Tiainen *et al.* 1983).

Lövsångaren lägger 4 – 8 ägg i maj eller juni som honan ruvar 12 – 14 dagar. Efter att ungarna kläckts tillbringar de 10 – 16 dagar i boet (Cramp och Brooks 1992). Ungarna är inkapabla att ta hand om sig när de kläcks och behöver därför omhändertas i form av föda och värme av föräldrarna i skyddet av boet de första dagarna. De behöver ruvning före de utvecklar förmågan att termoregulera självständigt. Denna egenskap är fullt utvecklad vid 7 dagars åldern men är delvis utvecklad redan vid 4 dagars åldern. Då klarar ungarna av att hålla upp värmen tillsammans i boet (Tiainen 1983).

Lövsångaren söker oftast sin föda från undre sidan av björkars och andra lövträds blad men kan också fånga sin föda i luften (Nyström 1991, Cramp och Brooks 1992). Enligt en studie (Krupa 2004) matades lövsångarungarna i huvudsak med leddjur, *Arthropoda*, (94,6 %) och blötdjur, *Mollusca*, (5,4 %). Det som matades mest mätt i antal byten var tvåvingar, *Diptera*. Tvåvingarna

bestod i huvudsak av fjädermyggor, *Chironomidae* och stickmyggor, *Culicidae*, (29,8 %). Också halvvingar, *Homoptera*, (28,7 %), dagsländor, *Ephemeroptera*, (10,5 %), spindlar, *Araneidae*, (7,6 %) och nattsländor, *Trichoptera*, (6,5 %), matades åt lövsångarungarna. Mätt i vikt var tvåvingar, i huvudsak bromsar, *Tabanidae*, och fjädermyggor, de mest dominerande. Näst i ordning kom fjärilar, *Lepidoptera*, som i huvudsak bestod av nattflyn, *Noctuidae*, och mätare, *Geometridae*. Sedan följde spindlar, nattsländor, halvvingar och steklar, *Hymenoptera*. Krupa (2004) ger en bra bild av vad lövsångaren i allmänhet matar sina ungar och vilka insekter som är viktiga energikällor för dess ungar trots att proportionerna av olika bytesgrupper och bytesarterna kan skilja sig beroende på område och studie (till exempel Schönfeld 1982 och Bozhko 1958 i Cramp och Brooks 1992).

Maten som honor och hanar hämtade till boet skilde sig i Krupa (2004). Hanar hämtade tyngre lass som bestod av ett stort antal små byten. Honor hämtade jämförelsevis oftare men lättare lass och bytena de fångade hade en större variation. Detta kunde bero på skillnader i territorier och jakttekniker. Maten som matades ungarna påverkades antagligen av tillgång till och distribution av föda på honans och hanens område under den ifrågavarande perioden (Krupa 2004). Det att honor är mindre och har mera rundade vingar kan också leda till en skillnad mellan mat fångad av hanar och honor. Honor kan lättare flyga på stället än hanar och kan därför effektivare fånga viss sorts mat (Nyström 1991).

Mängden och kompositionen av lövsångarungarnas mat ändras stort i grad med ungarnas växt. När ungarna i studien (Krupa 2004) växte minskade antalet tvåvingar och spindlar men halvvingar ökade. I vikt ökade fjärilar och nattsländor medan spindlar minskade. Krupa (2004) drog slutsatsen att små insekter såsom halvvingar, små tvåvingar, spindlar och dagsländor, dominerade i lövsångarungarnas föda under de första dagarna efter kläckning. När ungarna växte matades de med större insekter såsom, nattsländor, fjärilslarver, vuxna fjärilar och stora tvåvingar. Storleken av ungen och dess förmåga att svälja påverkade och begränsade naturligtvis dess diet, och därför var det inte förvånande att maten den matades, både i totala mängd och storleken av enstaka insekter, blev större när ungen växte. Utvecklingen i ungens diet är viktig eftersom energibehovet hos lövsångarungen blir över 10 gånger större när dess första dag (3,3 kJ) jämförs med de 6 sista dagarna (39 kJ) i boet (Tiainen 1983).

### 1.5.1 Lövsångaren som studiesystem

Lövsångaren är en utmärkt art för att undersöka hypotesen om trofisk skiljaktighet hos fåglar i Finland eftersom den är en långdistansflyttare med en minskande populationstrend. På grund av att lövsångaren övervintrar på södra sidan av Sahara anses den inte kunna förutspå vårens ankomst i Finland, vilket kan tänkas vara en orsak till minskningen i populationen. Dessutom är arten en utpräglad insektivor som på så vis är beroende av insekternas fenologi. Insekterna reagerar med stor sannolikhet mycket snabbare på en förändring i vårens tidpunkt än en långdistansflyttare (Both *et al.* 2009a) som lövsångaren representerar.

Lövsångaren är mycket vanlig i Finland och därmed finns det också mycket data om den i olika uppföljningsprogram, vilket gör den till en bra modellorganism. Den kan också tänkas ha en stor roll i ekosystemet och på så vis kan en minskning i dess population ha en betydande påverkan på resten av ekosystemet, vilket gör studerandet av arten och dess populationsvariationer samt orsaker till minskningen intressant och potentiellt nyttigt ur bevarandebiologiskt perspektiv.

### 1.6 Frågeställningar och prediktioner

För att kunna undersöka ifall trofisk skiljaktighet är ett problem för lövsångaren i södra Finland och om den möjligen är orsaken till artens tillbakagång, testades följande prediktioner:

*Prediktion 1: Lövsångarens häckningsframgång har minskat.*

För att teorin om trofisk skiljaktighet ska kunna vara orsaken till en minskande populationstäthet måste häckningsframgången ha minskat. Lövsångaren har bevisligen minskat i Finland men det är viktigt att kolla att denna minskning också kan bekräftas för den tidsperiod och det område som studeras i denna avhandling. Ytterligare är det viktigt att se hur häckningsframgången varierat för att se ifall den kan förklara en del av minskningen av populationstätheten.

*Prediktion 2: Det går att urskilja en topp i larvförekomst på våren.*

För att hypotesen om trofiska skiljaktighet ska kunna komma i fråga som orsak till lövsångarens populationsminskning, måste det på våren förekomma en tydlig topp i larvförekomst som

lövsångaren kan försena sig ifrån.

*Prediktion 3: Lövsångarens flyttningstidpunkt på våren har inte genomgått stora förändringar.*

Långdistansflyttare tros ha starkt genetiskt betingade mönster i sina flyttningsbeteenden och därför vara mindre flexibla i att justera sin flyttningstidpunkt i respons till klimatförändringar, men litteraturen visar att många långdistansflyttare de facto börjat förtidiga sin ankomst till sina nordliga häckningsområden. För att kunna undersöka lövsångarens ankomst i relation till när våren börjar, måste därför dess ankomstdatum på häckningsområdet undersökas.

*Prediktion 4: Våren kommer tidigare.*

För att teorin om trofisk skiljaktighet ska kunna stämma, måste klimatförändringen ha orsakat en tidigare vår på häckningsområdet.

*Prediktion 5: Somrarna har blivit kallare och regnigare.*

Detta är en alternativ hypotes till trofisk skiljaktighet. Fastän våren antas komma tidigare behöver somrarna inte ha blivit varmare. Som en alternativ förklaring till lövsångarens populationsminskning testas temperaturens och nederbördens påverkan på lövsångaren därför som ett tillägg. Kalla och regniga somrar antas minska lövsångarens häckningsframgång eftersom ungarna lätt fryser ihjäl.

*Prediktion 6: Det finns ett samband mellan häckningsframgången och vårens status vid ankomst.*

För att hypotesen om trofisk skiljaktighet ska kunna stämma på lövsångarens situation i södra Finland, måste häckningsframgången minska mera desto senare lövsångaren anländer i jämförelse till vårens början.

## 2. Material och metoder

Största delen av data som användes för analyserna gjordes tillgängligt tack vare många olika parter (se tillkännagivanden och tabell 1). Dessa data sammankopplades i denna avhandling och analyserades och illustrerades i statistikprogrammet R, version 3.4.3 (R Core Team 2017), som är en gratis programmeringsmiljö specialiserad på statistik.

*Tabell 1. En sammanfattning av olika data som användes för de statistiska analyserna*

<i>Data</i>	<i>Tidsperiod</i>	<i>Källa</i>
Lövsångarens ankomst till södra Finland	Åren 1979–2015	Hangö och Jurmo fågelstationer
SSP-index för lövsångarens populationstäthet och häckningsframgång	Åren 1987–2015	Markus Piha, Luomus, Helsingfors Universitet
Larvabundans	Åren 1992 och 2014–2016	Tapio Eeva, Biologiska avdelningen, Åbo Universitet
Väderdata: värmesumma, temperatur och nederbörd	Åren 1979–2015	Finlands meteorologiska institut

### 2.1 Studieområde

Studieområdet för denna avhandling var södra Finland med nordlig gräns vid 64:e breddgraden, alltså lite ovanför Karleby (se figur 1). Data om lövsångarens populationstäthet, häckningsframgång och väder, såsom nederbörd och temperatur, fanns från hela forskningsområdet. Data om lövsångarens vårflyttning fanns från två punkter i sydligaste Finland: Hangö (59°49' N, 22°54' E) och Jurmo (59°50' N, 21°37' E) fågelstationer, och data om larvförekomst fanns från Harjavalta (61°20' N, 22°10' E).

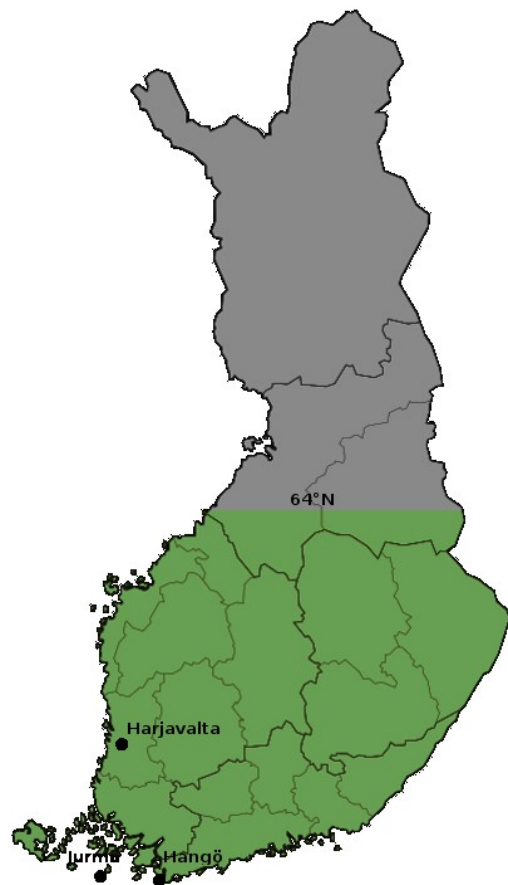
## 2.2 Data och variabler av intresse

### 2.2.1 Larvdata

Larvdata samlades in i samarbete med Biologiska avdelningen vid Åbo universitet. Jag utförde största delen av insamlingen och vägningen av proven för år 2016 och fick använda tidigare insamlade data från åren 1992, 2014 och 2015 för analyserna av förekomsten av larver.

För att ta reda på ifall det fanns en topp i abundansen av larver på våren och när ungefär denna topp förekom, användes den så kallade *frass fall*-metoden (Southwood och Henderson 2000). *Frass* är ett engelskspråkigt uttryck och syftar på insekters avföring. I metoden används mängden larvavföring som faller från träden som ett relativt mått på larvbiomassa i lövverket. Eftersom lövsångaren i allmänhet använder larver som hittas i lövträd som föda, användes i denna avhandling endast data som samlats under björkar, fast larvavföring som föll från tallar också samlades.

Larvavföring samlades in med trattar som placerades under björkar (se figur 2) i närheten av Harjavalta under åren 1992, 2014, 2015 och 2016. Insamlingsperioden varade år 1992 från 12 maj till 16 september, år 2014 från 6 maj till 29 juli, år 2015 från 4 maj till 23 juli och år 2016 från 5 maj till 21 juli. Mängden trattar varierade mellan åren. År 1992 användes 71 trattar och åren 2014, 2015 och 2016 användes 20 trattar var år. Trattarna var placerade på 10 skilda provtagningsområden på forskningsområdet. Varje tratt hade ett eget identifikationsnummer för att kunna beakta den tratts specifika variationen i och med att trattarna högst sannolikt varit placerade på olika bra ställen med tanke på larvförekomst. Eftersom det i huvudsak fanns data från sensommaren bara för år 1992, kapades data av vid dag 200 (19 juli). Det bör beaktas att analyserna, trots detta, kommer att påverkas starkare av år 1992 än de andra åren eftersom det finns mera data från 1992.



Figur 1. Forskningsområdet (grön).





Figur 2. En tratt som placerats under en björk för att samla larvavföring.

Provtagningsområdet, som hade en radie på ca 12 km med centrum i Harjavalta, bestod till stor del av blandskog som innehöll både tall och björk. Trattarna hade en diameter på 34 cm och bands fast i träden med metalltråd på 1 meters höjd. Under trattarna placerades samlare som tömdes ungefär en gång per vecka under insamlingsperioden. Det insamlade materialet förvarades och torkades i papperspåsar tills avföringen kunde separeras från annat material och därefter vägas. Lövverkets höjd ovanför varje tratt mättes för att kunna räkna ut den relativa tätheten larver per träd istället för den absoluta mängden som samlats. Botten på samlarna var gjorda av ett tätt metallnät för att släppa igenom vatten.

Också regnmängden på insamlingsområdena

mättes. Detta gjordes för att beakta regnets utspädande effekt på den samlade avföringen som låg i samlaren och väntade på tömning.

Före de statistiska analyserna sammanfattades data i variablerna *mg larvavföring*, *år*, *dag på året* och *tratt-id*. Det relativa måttet på mängden larver var vikten larvavföring i mg som samlats i trattarna. I uträkningen av denna variabel beaktades hur länge sedan tratten tömts och lövverkets höjd ovanför tratten, samt regnmängden och dess urlakande effekt. På så vis blev *mg larvavföring* ett jämförbart värde som kunde användas i de senare analyserna. I medeltal samlade samlarna  $0,13 \pm 0,19$  SD mg torr larvavföring per dag.

Regnets urlakande effekt beaktades med en ekvation som utvecklats av Tenow och Larsson (1987):

$$y = 20,75 (1 - e^{-0,091x})$$

där  $y$  är procenten förlorad massa och  $x$  är regnmängden i milliliter. När  $y$  väl hade ett värde räknades den riktiga mängden larvavföring ut enligt följande:

$$\text{estimerad mängd} = \text{observerad mängd} \times 100 / (100 - y)$$

*Estimerad mängd* och *observerad mängd* var i formen *mg* larvavföring.

Före de statistiska analyserna måste en del av variablerna förbehandlas för att analyserna skulle vara genomförbara. Variabeln för dag på året standardiserades för att göra talen lättare att hantera och undvika numeriska problem då modellerna anpassades. Standardiseringen av dag på året (*doy*) innebar att medeltalet för dag på året (*m<sub>doy</sub>*) först subtraherades från varje datapunkt, och resultatet sedan dividerades med variabelns standardavvikelse (*sd<sub>doy</sub>*).

$$x_i = (doy_i - m_{doy}) / sd_{doy}$$

Den standardiserade variabeln för dag på året kvadrerades också för att andragradspolynom skulle kunna användas i modellerna. Variabeln för larvavföring log-transformerades eftersom den naturliga logaritmen av ett andragradspolynom ger en Gauss-kurva på rå skala. På grund av att det inte går att logaritmera 0, adderades det minsta värdet larvavföring till alla värden i variabeln för larvavföring före logaritmeringen. Detta gjordes eftersom det vissa veckor inte hade samlats någon larvavföring överhuvudtaget i vissa samlare.

### 2.2.2 Flyttningsdata

För att kunna räkna ut den årliga estimerade tidpunkten för när lövsångarna i medeltal anlät till Finland och eventuellt kunna utpeka trender i flyttningstidpunkt, användes dataserier från både Jurmo fågelstation och Hangö fågelstation. Med dataserier från två fågelstationer i södra Finland kunde en mera pålitlig medelkurva för lövsångarens årliga ankomst till Finland fås. Passerande fåglar har observerats under en längre tid på båda fågelstationerna. För analyserna i detta arbete användes data från 1979 till 2015. Data var i form av antal observerade lövsångare per dag.

På Hangö och Jurmo fågelstationer observeras fåglars flyttning enligt liknande standardiserade rutiner. Observationsperioden varar i fyra timmar efter soluppgången var dag under säsongen, under vilken fåglar ringmärks och förbi flyttande samt stationerade fåglar räknas (Lehikoinen och Vähätalo 2000, Lehikoinen *et al.* 2003). Eftersom lövsångaren är en nattflyttare och vissa fåglar kan vara stationära på fågelstationerna, användes data av dagliga nya ringmärkningar som ett mått på flyttningsfrekvens. Migrationsdata har samlats in relativt regelbundet, men dock



har dagar och perioder utan observation också förekommit (Lindén *et al.* 2017). Därför var det av fördel att använda data från två fågelstationer som kunde komplettera varandra, samt en lång dataserie med start redan från och med år 1979.

Som förberedelse för de statistiska analyserna standardiserades variabeln för dag på året för att göra den mera lätthanterlig. För analyserna användes data från och med datumet 20.4. var år eftersom lövsångaren inte i allmänhet brukar flytta före det. Det var dock relevant att ha med lite äkta nollor både i början och slutet av flyttningsperioden, för att bättre informera modellen om när flyttningen börjar och tar slut.

### 2.2.3 Väderdata

Alla väderdata (Venäläinen *et al.* 2005) härstammar från Finlands meteorologiska institut och erhöles i form av dagliga värden för temperatur och regn på hela forskningsområdet i södra Finland för ett  $10 \times 10$  km rutsystem. Dagliga värmesumman för alla platser räknades som kumulativa summan av de dagliga medeltemperaturer som översteg  $5^{\circ}\text{C}$ .

För analyserna användes årliga medeltal för regnmängd och temperatur i juni från 1979 till 2015 som mått på sommarens väder. För att undersöka ifall det skett förändringar i vårens tidpunkt, definierades vårens ankomst som den dagen då värmesumman nått  $220^{\circ}\text{C}$ , eftersom lövsångaren i medeltal anländer kring den tidpunkten. En så kallad *vårvariabel* räknades också ut. Vårvariabeln är det med lövsångarens ankomst vägda medeltalet värmesumma. Vårvariabeln är alltså ett mått på värmesumman som en lövsångare i medeltal upplever vid ankomst. På så vis kan man undersöka ifall vårens framskridande i relation till lövsångarens ankomst till häckningsområdet förändrats med tiden. Värmesumman var ett dagligt medeltal för hela forskningsområdet och ankomstkurvan användes som daglig vikt för att räkna ut det vägda medeltalet för vårvariabeln. För att närmare undersöka hur de lövsångare som flyttar först upplever våren räknades även en vårvariabel för de tidiga flyttarna. Detta gjordes med att ändra vikten i ankomstkurvan till 0 efter den första tredjedelen av flyttarna. Då blev den nya variabeln den årliga värmesumman som i medeltal upplevs av de först anländande 33 %.

#### 2.2.4 Populationstäthet och häckningsframgång

Mått på populationstäthet och häckningsframgång för lövsångaren baserade sig på ett nationellt uppföljningsprogram av i Finland häckande fåglar (*Sisämaan seuranta pyynti*, SSP: till exempel Piha 2014), som varit aktivt sedan 1987. SSP baserar sig på standardiserad nätfångst och ringmärkning på fastställda områden och är en bra källa för studier av lövsångarens populationsförändringar och häckningsframgång. Ringmärkningsperioden är årligen från början av maj till slutet av augusti och arbetet utförs av frivilliga ringmärkare. Ringmärkarna får välja sina fångstområden och bör ringmärka fåglar ungefär var tionde dag under ringmärkningsperioden (Piha 2014). Eftersom detta arbete behandlar södra Finland, användes endast data insamlade under den nordliga gränsen vid 64°N. Variationer i olika fåglars populationstätheter gick att få genom att räkna mängden fångade vuxna individer och häckningsframgången gick att få genom att jämföra andelen fångade ungfåglar (fåglar födda samma år) med totala mängden fångade individer (Piha 2014).

Data som användes i detta arbete var i form av färdigt uträknade index för populationstäthet och häckningsframgång i södra Finland. Markus Piha på Ringmärkningscentralen vid Naturhistoriska centralmuseet Luomus (Helsingfors universitet) extraherade dessa relativa index för häckningsframgång och populationstäthet i enlighet med Peach *et al.* (1998) och Robinson *et al.* (2007).

Populationstäthetsindexen räknades med en loglineär quasi-poissonmodell som är en slags generaliserad linjär modell (GLM) där det förväntade fångstantalet på plats  $i$  och år  $j$  ( $\lambda_{i,j}$ ) beskrevs som

$$\ln \lambda_{i,j} = \text{plats}_i + \text{år}_j + \text{offset}_{i,j}$$

där *Plats* och *År* är faktorvariabler som beskriver kontrasten till första året och *offset* är en korrigeringsterm. I detta fall var korrigeringstermen den naturliga logaritmen av ett mått på ringmärkarnas arbetsinsats. De observerade fångstantalen ( $N_{i,j}$ ) antogs vara poissonfördelade

$$N_{i,j} \sim \text{poisson}(\lambda_{i,j})$$

men osäkerhetsmåttan korrigerades för eventuell överdispersion med ett så kallat quasi-Poisson närmelsesätt. De estimerade årsspecifika effekterna beskriver hur  $\ln \lambda_i$  skiljer sig från det första året 1987, som följaktligen får värdet noll.

Häckningsframgångsindexen räknades med en logit-linjär binomialmodell med liknande struktur som modellen för populationstätheten. Den förväntade sannolikheten ( $p_{i,j}$ ) att en på plats  $i$  och år  $j$  fångad fågel är en ungfågel kunde beskrivas som

$$\text{logit } p_{i,j} = \text{plats}_i + \text{år}_j + \text{offset}_{i,j}$$

Igen är *offset* en korrigeringsterm som korrigerar för de saknade fångstgångerna (Piha 2014). Responsvariabeln var antalet unga fåglar ( $k_{i,j}$ ) kombinerat med totala antalet fångade fåglar ( $N_{i,j}$ ) och dessa antogs vara binomialfördelade och relaterade till den förväntade sannolikheten enligt

$$k_{i,j} \sim \text{binomial}(p_{i,j}, N_{i,j})$$

### 2.3 Statistiska analyser

Responsvariablernas residualer för alla linjära regressionsanalyser testades för normalfördelning med Shapiro Wilks test. De flesta variablerna var normalfördelade och de som inte var log transformerades för att modellen eller typen av data krävde så. Därmed uppnåddes också normalfördelning i dessa variabler. Se tabell 2 för en sammanfattning av vilka analyser som gjordes och presenteras härnäst.

Tabell 2. *En sammanfattning av statistiska analyserna som gjordes*

<i>Responsvariabeln</i>	<i>Förklarande variabler</i>	<i>Sampelstorlek</i>	<i>Typ av analys</i>
Häckningsframgång (logit)	År	29	Regression
Populationstäthet (log)	År	29	Regression
Larvförekomst (log)	År, dag på året, tratt-id (slumpeffekt)	1238	GAMM, linjär, normal felfördelning
Larvförekomst	År, dag på året, dag på året <sup>2</sup> , tratt-id (slumpeffekt)	721	LMM
Dagligt antal lövsångare på fågelstationerna	År, dag på året, dag på året <sup>2</sup> , station (fast effekt)	1972	GAM, log-link, negativ binomial felfördelning
Ankomst	År	37	Regression
Ankomst för tidiga flyttarna	År	37	Regression
SD för ankomst (log)	År	37	Regression
Antal på Jurmo (log)	År	37	Regression
Antal på Hangö (log)	År	37	Regression
Vårens ankomst	År	37	Regression
Vårvariabeln	År	37	Regression
Vårvariabeln för tidiga flyttarna	År	37	Regression
Temperatur	År	37	Regression
Regn	År	37	Regression
Ankomst	År, vårens ankomst	37	Regression
Ankomst för tidiga flyttarna	År, vårens ankomst	37	Regression
Ankomst och vårens ankomst		37	Pearsons korrelationstest
Ankomst för tidiga flyttarna och vårens ankomst		37	Pearsons korrelationstest
Häckningsframgång	År, temperatur, regn, vårvariabeln och interaktioner mellan dessa	29	AIC
Häckningsframgång	År, temperatur	29	Regression

### 2.3.1 Analys av larvförekomst

Larvförekomsten analyserades dels för att ta reda på ifall det överhuvudtaget förekommer en distinkt vårtopp och en senare sommartopp, samt när dessa toppar respektive dalen mellan dem förekommer. Även hur mycket totala mängden larver och deras fenologi varierar från år till år granskades.

En generaliserad additiv blandmodell (GAMM: *generalized additive mixed model*) utfördes på larvdata för dagarna 125–200 (5 maj – 19 juli). En GAMM har en responsvariabel som beror på ett antal förklarande variabler med glatta effekter (*smooth effects*), fasta effekter och slumpeffekter. För GAMM-analysen behövdes R-paketet *gam4* (Wood och Scheipl 2017).

Den naturliga logaritmen av variabeln för larvavföring var den numeriska responsvariabeln. De förklarande variablerna i analysen var *år* som en faktorvariabel och *dag på året*, som en numerisk variabel med glatt effekt. Eftersom larvabundansen antogs kunna ha flera toppar, användes en GAMM som anpassar en flexibel fenologisk kurva (glattfunktion) över säsongen. Det bör noteras att denna kurva var gemensam för alla år i denna analys. Tratt-*id* definierades som en slumpeffekt, för att beakta att olika samlare var placerade på olika gynnsamma ställen med tanke på larvabundans. Eftersom trattarna inte var statistiskt oberoende observationer bröts på så vis det statistiska oberoendet mellan observationer från samma tratt för att undvika pseudoreplikering. Analysen antog att den oförklarade variationen i data var Gaussiskt fördelat och en *identity link*-funktion användes.

Med hjälp av anpassningar gjorda utifrån GAMM-analysen kunde utvecklingen i tidpunkt och mängd larvavföring illustreras och möjliga toppar och dalar i förekomst identifieras. Data spjälkades i dalen mellan vår- och sommartoppen med hjälp av visuell observation för att vidare kunna analysera den för lövsångarens vårflyttning intressanta larvtoppen på våren.

För att undersöka ifall det förekom en signifikant larvtopp på våren och hur vårens fenologi i så fall varierade mellan år, användes en linjär blandmodell (LMM) för data från dagarna 125–170 (5 maj – 19 juni). En LMM innehåller både fasta effekter och slumpeffekter som strävar efter att förklara variationen i responsvariabeln. Av samma orsak som tidigare, beaktades även i denna modell faktorvariabeln tratt-*id* som en slumpeffekt då den naturliga logaritmen av larvavföring var responsvariabeln.

Analysen formulerades så att fenologin fick vara olika för alla år, det vill säga kurvans medeltal och höjd fick variera fritt. Detta gjordes med att ha *år* som faktorvariabel, den årsspecifika standardiserade dagen på året (*x*) och den årsspecifika standardiserade kvadrerade dagen på året (*x*<sup>2</sup>) som numeriska förklarande variabler, samt interaktionerna *år* × *x* och *år* × *x*<sup>2</sup>. Modellen anpassades enligt *maximum likelihood* principen.

För att få ut de reella årsspecifika värdena för den totala mängden larvavföring (*N*), medeltidpunkt och topp för larvernans förekomst (*M*) och kurvans standardavvikelse (*SD*), transformerades outputen från LMM-analysen (andra grads funktion av formen  $y_i = ax_i^2 + bx_i + c$ ) till parametrarna i en Gauss-funktion. Detta gjordes årsvis enligt följande ekvationer (se till exempel Lindén 2011):

$$N = sd_{doy} \times \text{sqrt}(-\pi / a) \times \exp [(-b^2 / (4a)) + c]$$

$$M = m_{doy} + sd_{doy} \times -b / (2a)$$

$$SD = sd_{doy} \times \text{sqrt}(-1 / (2a))$$

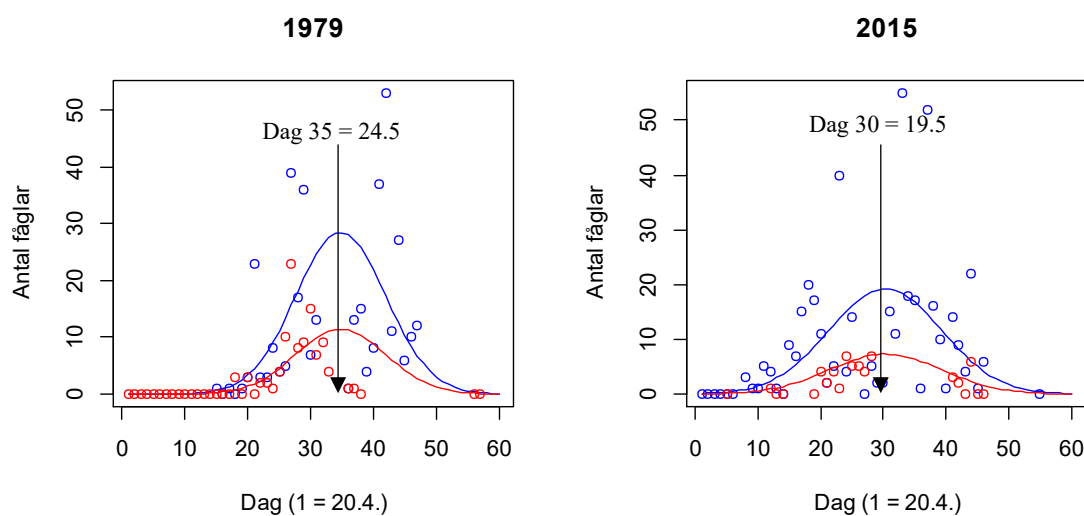
### 2.3.2 Analys av flyttningstidpunkt

Flyttningsdata från Hangö och Jurmo fågelstationer som innehöll dagliga antal observerade lövsångare analyserades för att bestämma ett datum för när lövsångarna i medeltal anlät till södra Finland var år. Detta gjordes eftersom ett mått på årlig ankomst är en viktig variabel som behövs för de resterande analyserna.

En generaliserad additiv modell (GAM) utfördes på flyttningsdata, så att det dagliga antalet observerade lövsångare på Hangö och Jurmo fågelstationer var responsvariabeln. Så som i LMM-analysen av larvernans vårtopp, modellerades en mellan år fritt varierande fenologi med faktorvariabeln *år* i interaktion med standardiserad dag på året (*x*) och den samma i kvadrat (*x*<sup>2</sup>). I detta fall användes en GAM för att med en glattfunktion beskriva skillnaden i hur totala antalet fångade lövsångare utvecklats med åren i Hangö och Jurmo fågelstationer. Faktorvariabeln *station* var en fast effekt och interaktionen *station* × *år* [numerisk] modellerades som glattfunktion, i och med att vegetationen och fångstrutiner kunde uppvisa förändringar. Med att definiera *station* som en fast effekt med två kategorier kunde beroendeförhållandet mellan Hangö och Jurmo brytas och pseudoreplikering undvikas. En log link-funktion användes och modellen som anpassades på flyttningsdata antog data vara negativ

binomialt fördelat. Analysen gjordes med hjälp av paketet *mgcv* (Wood 2011) i R.

Utifrån GAM-resultatet räknades prediktioner och sedan transformerades data från polynomform till parametrar i Gauss-funktionskurvor enligt samma ekvationer som beskrevs för larvernas vårtopp. På så vis kunde estimat för de årliga medeldatumen för ankomst samt standardavvikelse och mängd fåglar som flyttat via Jurmo och Hangö räknas ut. Modellen antog att fenologin för ett givet år är identiskt på de två fågelstationerna, medan totalantalet är på olika nivå och uppvisar olika trender. Se figur 3 för exempel på årliga fenologikurvor som kunde illustreras i samband med de ovan beskrivna analyserna.



Figur 3. Figurerna illustrerar hur ankomstkurvorna för åren 1979 och 2015 ser ut på Hangö fågelstation (röd) och Jurmo fågelstation (blå). Pilarna visar när medellövsångaren som sannolikast anlänt dessa år.

Eftersom intresse även låg vid när de tidiga fåglarna kommit till södra Finland, skapades en variabel för årliga datum för när den första tredjedelen lövsångare anlänt. Detta gjordes på grund av att början av flyttningsskurvan brukar reagera starkast på en tidigare vår och därför kan ge nyttig information om hur vårens tidpunkt påverkar lövsångaren. Hädanefter kommer *tidiga flyttare* att syfta på de första 33 % av flyttarna.

Slutligen granskades och visualiserades den estimerade fenologin med fem enkla linjära

regressionsanalyser, var och en med år som förklarande (numerisk) variabel. Detta gjordes för att undersöka ifall flyttningsdata uppvisade tidsmässiga trender. Medelankomstdatum och datum för när de tidiga flyttarna anlönt, samt naturliga logaritmerna av standardavvikelsen (kurvans bredd), antalen på Jurmo och Hangö, fungerade som numeriska responsvariabler i var sin regression.

### 2.3.3 Analys av väderdata

Väderdata analyserades för att få reda på trender i vårens tidpunkt och trender i sommarens väder. Detta gjordes för att se ifall våren faktiskt kommer tidigare på forskningsområdet och för att se ifall somrarna blivit kallare, varmare, regnigare eller torrare. Vårvariabeln analyserades för att se ifall lövsångaren börjat försena sig från vårens tidpunkt.

Den statistiska metoden som användes var regressionsanalyser som antog att det fanns ett linjärt samband mellan responsvariabeln och tid. Det gjordes fem olika regressionsanalyser med följande responsvariabler: vårens tidpunkt (dagen då värmesumman uppnått 220°C), vårvariabeln (både för hela ankomstkurvan och för de tidiga flyttarna), medeltemperaturen i juni och regnmängden i juni. Även här var år (numerisk) den förklarande variabeln i alla analyserna.

Vidare för att analysera vårens påverkan på lövsångarens flyttningsbeteende, gjordes två regressionsanalyser med responsvariablerna då medellövsångarna flyttat och då de tidiga lövsångarna flyttat. Som förklarande variabler i båda analyserna fungerade vårens tidpunkt samt år (som kovariat). Även korrelationstest (Pearsons) gjordes för relationerna mellan vårens tidpunkt och när medellövsångarna flyttat respektive när de tidiga lövsångarna flyttat. Orsaken till att båda variablerna granskades var för att se ifall vårens påverkan på hela populationen och de tidiga flyttarna skiljer sig från varandra.

### 2.3.4 Analys av populationsdata

Populationstätheten och häckningsframgången analyserades för att ta reda på ifall dessa de facto minskat på forskningsområdet i ljuset av de granskade data under de senaste cirka 30 åren. Detta gjordes genom att analysera indexen för populationstäthet (ln-skala) och indexen för



häckningsframgång (logit-skala) med år som förklarande variabel i varsin linjär regressionsanalys för att granska möjliga trender i tid. År definierades som heltal och responsvariablerna populationstäthet och häckningsframgång som numeriska variabler.

### 2.3.5 Modellval och slutliga analysen

För att undersöka ifall trofisk skiljaktighet möjligen är orsaken till den försämrade häckningsframgången gjordes ett informationsteoretiskt modellval med hjälp av Akaikes informationskriterium som korrigerats för liten sampelstorlek (AICc). AICc fungerar som ett mått på hur parsimonisk modellen är, d.v.s. hur bra den förklarar data i förhållande till sin komplexitet (Johnson och Omland 2004). En bra modell är således både enkel och passar data, vilket leder till små värden av AICc. För tolkning av  $\Delta\text{AICc}$ , det vill säga skillnader mellan den bästa modellens AICc-värde och de resterande modellernas AICc-värden, används värden 0–2 som gränsvärden för att modellerna beskriver en substantiell del av variationen i data jämfört med den bästa modellen. Om  $\Delta\text{AICc}$  ligger mellan 4–7 tyder detta på att modellerna beskriver en betydligt mindre del av variationen jämfört med den bästa modellen och ifall värdena är över 10 tolkas det som om modellen inte beskriver variationen på ett väsentligt sätt jämfört med den bästa modellen. Om alltså värdena för  $\Delta\text{AICc}$  är större än 2 för modellerna, förutom den bästa modellen, kan den bästa modellen antas vara betydligt mera parsimonisk än de andra modellerna (Burnham och Anderson 2002). Efter att modellerna jämförts med varandra och den eller de modeller som är bäst anpassade enligt AICc-värdena identifierats, visualiserades och tolkades de med avseende på de estimerade parametrarna.

Åtta olika modeller evaluerades. De var multipla linjära regressionsanalyser med indexet för häckningsframgång som responsvariabel. Som förklarande variabler (numeriska) fungerade år, medeltemperatur i juni, regnmängd i juni och vårvariabeln, enskilt och i olika kombinationer:

Modell 1: år

Modell 2: år + temperatur

Modell 3: år + regn

Modell 4: år + temperatur \* regn

Modell 5: år + vårvariabeln

Modell 6: år + vårvariabeln + temperatur

Modell 7: år + vårvariabeln + regn

Modell 8: år + vårvariabeln + temperatur \* regn

Enskilda partiella effekter betecknas ovan med +, medan interaktionen mellan temperatur och regn betecknas *temperatur \* regn*. Denna interaktion beskriver möjliga icke-additiva effekter av dessa variabler. Framförallt förväntas kombinationen av kalla och regniga somrar vara speciellt skadligt för häckningsframgången, men även heta somrar med mycket lite regn kan eventuellt vara problematiska.

De olika modellerna stöder olika hypoteser. Modell 1 stöder alternativet att det finns en trend i tid som inte kan förklaras med variablerna som testats i denna avhandling. Då är det troligare att någon, eller sannolikt flera, av de alternativa orsakerna till variation i häckningsframgång förklarar variationen bättre än trofisk skiljaktighet och sommarens väder. Modellerna 2, 3 och 4 stöder den alternativa hypotesen om att sommarens väder: temperaturen, regnmängden eller båda variablernas gemensamma effekt, beskriver variationen i häckningsframgången bäst. Detta skulle betyda att lövsångaren antagligen inte lider av anpassningsproblem med vårens tidpunkt utan att häckningsframgången istället påverkas av förhållandena senare på sommaren. Modell 5 stöder hypotesen om trofisk skiljaktighet eftersom häckningsframgången då beskrivs bäst av hur mycket lövsångaren i medeltal försenar sig från vårens tidpunkt. Modellerna 6, 7 och 8 stöder tanken om att trofisk skiljaktighet i kombination med sommarens temperatur och regnmängd förklarar häckningsframgången bäst.

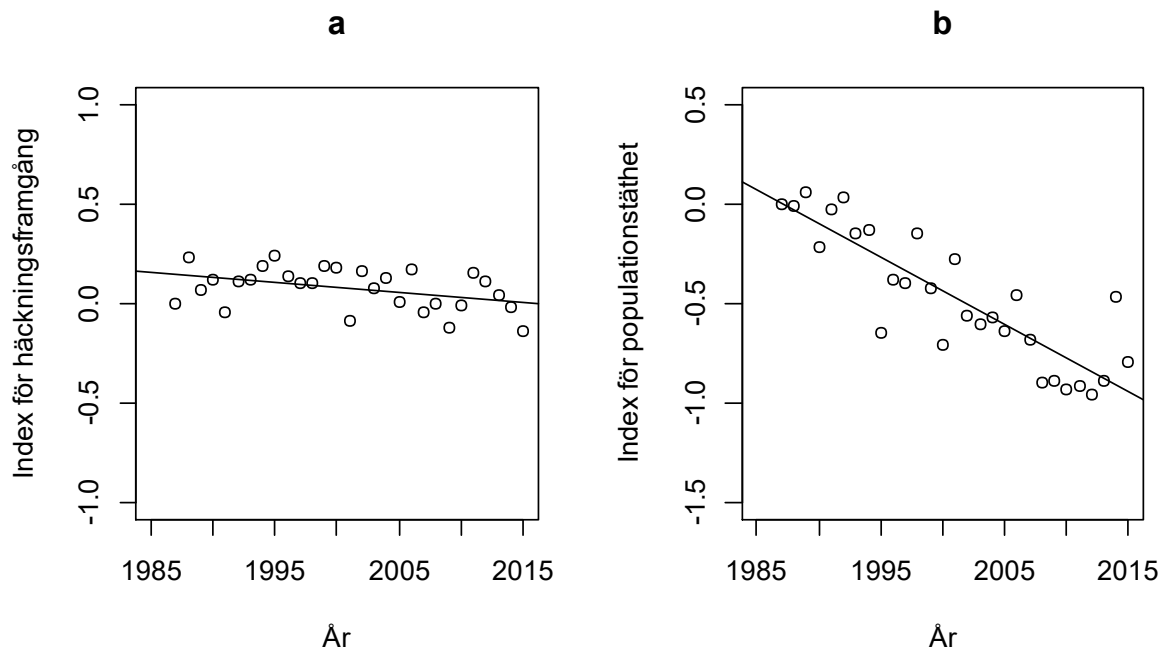
### 3. Resultat

#### 3.1 Populationsstorleken i relation till häckningsframgången

Resultaten visade förändringar i populationsdynamiken hos lövsångarna i södra Finland under åren 1987–2015. Häckningsframgången sjönk signifikant under den granskade perioden och även populationstätheten minskade signifikant med en årlig minskning på 3,3 % (tabell 3 och figur 4). Populationstätheten verkade ha genomgått en tydligare minskning än häckningsframgången trots att den ena variabeln var på logit och andra på log skala och därför inte direkt jämförbara.

*Tabell 3. Statistiska resultat som observerades för responsvariablerna populationstäthet och häckningsframgång för lövsångarpopulationen i södra Finland mellan åren 1987 och 2015 med linjära regressionsanalyser. Ur tabellen framkommer parameterestimat för år, dess standardfel (SE), t-värde och p-värde. Signifikansnivåer: 0,1 = ', 0,05 = \*, 0,01 = \*\* och 0,001 = \*\*\**

Variabel	Parameter	Estimat	SE	t-värde	p-värde	Signifikans
Index för häckningsframgång (logit)	Intercept	10,1	4,24	2,38	0,0247	*
	År	−0,005	0,002	−2,36	0,0257	*
Index för populationstäthet (log)	Intercept	66,9	7,52	8,90	<0,001	***
	År	−0,034	0,004	−8,96	<0,001	***



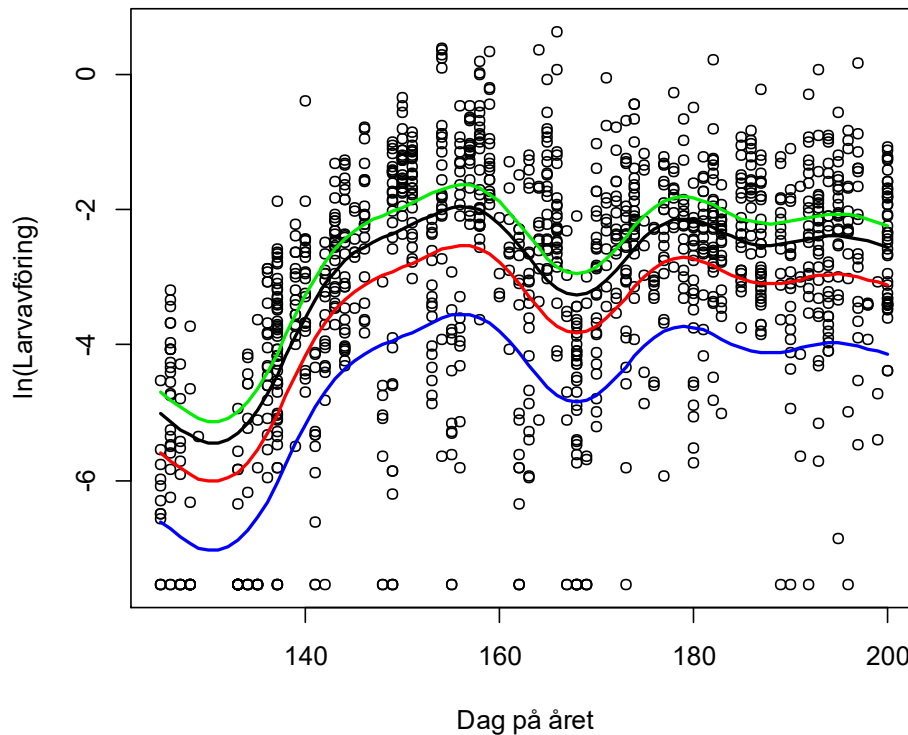
Figur 4. Tidstrenden enligt regressionsanalyser i a) häckningsframgång, b) populationstäthet hos lövsångaren i södra Finland under perioden 1987–2015. Streckade linjer beskriver icke-signifikanta resultat ( $p > 0,05$ ) och heldragna linjer signifikanta resultat ( $p < 0,05$ ).

### 3.2 Larvernars fenologi

I allmänhet gick det att urskilja en topp i larvförekomst på våren och en annan topp senare på sommaren (figur 5). Åren skiljde sig tydligt och statistiskt signifikant från varandra i mängden larver som förekom, bortsett från åren 1992 och 2016 som låg på ungefär samma nivå (tabell 4). Från figur 5 kan också iakttas att den typiska vårtoppen låg ungefär vid dag 5 juni och dalen mellan topparna ungefär vid dag 19 juni. Dalen är inte väldigt djup och är som minst ca en tredjedel av vårtoppen (en dryg enhets skillnad på ln-skala).

LMM-analysen gjord på endast vårtoppen visade indicier på att en signifikant larvtopp förekommer på våren, eftersom den kvadrerade dagen på året visade en signifikant negativ effekt (tabell 5). Toppen i larvabundans verkade dock visserligen vara ganska bred (figur 6). Formen på larvtoppen (dess trubbighet) skiljde sig också signifikant mellan åren (signifikant interaktion  $\text{år} \times \text{dag}^2$ ; tabell 5). De tydligaste larvtopparna på våren varierade i tidpunkt med

ca en veckas spann och det fanns en tydlig skillnad i totala årliga mängden larver även under vårtoppen (se tabell 6 och figur 6).



Figur 5. Mått på larvavföring på ln-skala samlad under björkar i Harjavalta åren 1992 (grön), 2014 (röd), 2015 (blå) och 2016 (svart). Mängden larvavföring på y-axeln är ett jämförbart dagligt värde i mg som beaktar antalet dagar tratten fått samla, lövverkets tjocklek ovanför tratten och mängden nederbörd och dess urlakande effekt. X-axeln visar medeltidpunkt (dagar på året) för trattarnas samlingsperioder. Figuren presenterar flexibla kurvor anpassade enligt en GAMM-analys till fenologin för både våren och sommaren, alltså dagarna 125–200 (5 maj – 19 juli).

Tabell 4. Resultatet för GAMM-analysen som gjordes på larvavföringsdata för dagarna 5 maj – 19 juli samlad in i Harjavalta underifrån björkar åren 1992, 2014, 2015 och 2016. Mängden larvavföring var responsvariabeln och år samt dag på året var förklarande variabler. Ur tabellen framkommer parameterestimater för åren, deras standardfel (SE), t-värden och p-värden. Signifikansnivåerna är 0,1 = ', 0,05 = \*, 0,01 = \*\* och 0,001 = \*\*\*

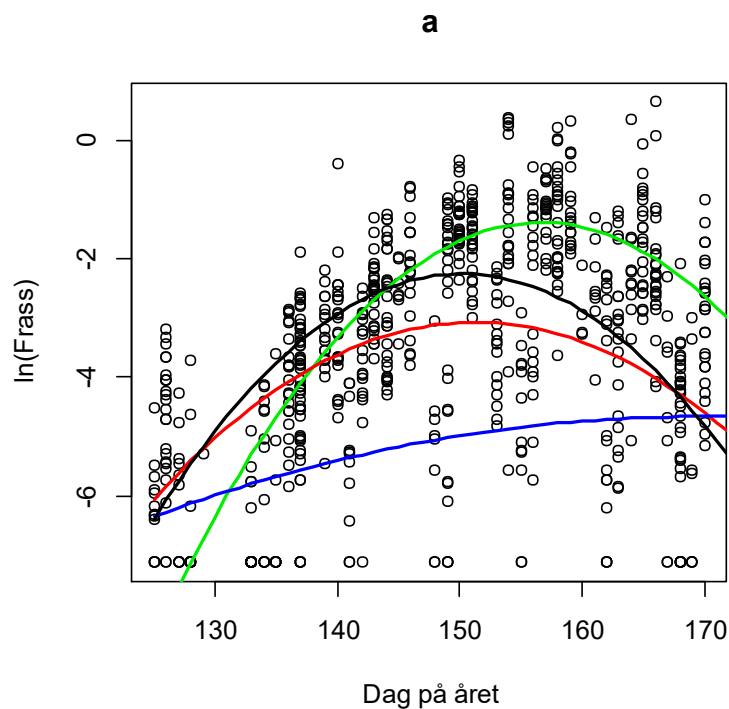
Parametrar	Estimat	SE	t-värde	p-värde	Signifikans
År 1992 (intercept)	-2,55	0,068	-37,4	<2E-16	***
År 2014	-0,89	0,160	-5,6	3,03E-08	***
År 2015	-1,91	0,140	-13,6	<2E-16	***
År 2016	-0,32	0,141	-2,3	0,22	*

Tabell 5. Resultatet för en LMM-analys gjord på larvavföringsdata från björkar i Harjavalta under åren 1992, 2014, 2015 och 2016 för dagarna 5 maj – 19 juni. Mängden larvavföring var responsvariabeln och år, dag och dag<sup>2</sup> var förklarande variabler i analysen. Tratt-id definierades som en slumpffekt. Tabellen visar dag på året och dess kvadrerade värde, samt dessa variablers tvåvägsinteraktioner med år. Ur tabellen framkommer de olika parametrarnas kvadratsumma (SS), medelkvadratsumma (MS), täljarens och nämnarens frihetsgrader (df<sub>1</sub> och df<sub>2</sub>), F-värde och p-värde. Signifikansnivåer: 0,1 = ', 0,05 = \*, 0,01 = \*\* och 0,001 = \*\*\*

Parametrar	SS	MS	df <sub>1</sub>	df <sub>2</sub>	F-värde	p-värde	Signifikans
År	411	137	3	384	109	<0,001	***
Dag	157	157	1	627	124	<0,001	***
Dag <sup>2</sup>	308	308	1	631	245	<0,001	***
År × dag	147	49,0	3	626	39,0	<0,001	***
År × dag <sup>2</sup>	89,7	29,9	3	631	23,8	<0,001	***

Tabell 6. Den årliga relativa mängden larver ( $N$ ) mellan dagarna 5 maj och 19 juni, ett estimat på dagen på året då larvtoppen på våren förekommer ( $M$ ) och förekomstens årliga spridning i form av Gauss-kurvans standardavvikelse ( $SD$ ). Raden Alla år presenterar parametrarna enligt en modell som antar att alla fyra åren har samma kurva

År	$N$	$M$	$SD$
Alla år	4,44	156	11,7
1992	5,27	157	8,46
2014	1,25	151	10,8
2015	0,577	170	24,4
2016	2,30	150	8,76



Figur 6. Tidpunkt för den på våren förekommande toppförekomsten av larver på björkar på undersökningsområdet i Harjavalta för åren 1992 (grön), 2014 (röd), 2015 (blå) och 2016 (svart). X-axeln visar dagarna på året (5 maj – 19 juni) och y-axeln ett dagligt jämförbart värde på samlad mg larvavföring på ln-skala.

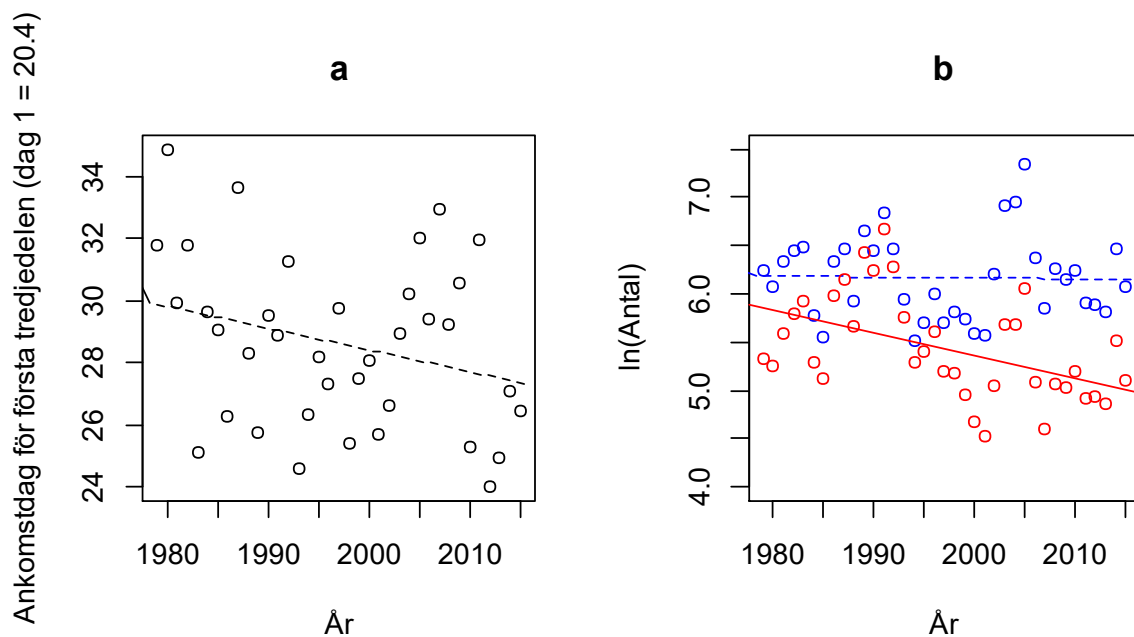
### 3.3 Flyttningstidpunkten

Variablerna för datum då de tidiga lövsångarna anlät till Jurmo och Hangö och medeltalet för hela ankomstkurvan åren 1979–2015, uppvisade inga signifikanta trender (tabell 7 och figur 7). Medeltidpunkten för lövsångarens ankomst till södra Finland under forskningsperioden var dag 141 (21 maj). Standardavvikelsen för ankomst hade heller ingen signifikant trend. Antalet lövsångare på vårflyttning via Jurmo fågelstation såg ut att vara stabilt eftersom ingen signifikant trend kunde påvisas, medan antalet på Hangö fågelstation hade minskat signifikant, med uppskattningsvis 57 % på 37 år (årlig förändring: –2,4 %).

*Tabell 7. Responsvariablerna rörande lövsångarens flyttningsdata mot numeriska variabeln år med linjära regressionsanalyser för åren 1979–2015. Variabeln "ankomst för tidiga flyttarna" står för datum när den första tredjedelen av lövsångarpopulationen anlät till södra Finland och "ankomst" för när lövsångaren i medeltal anlät. Standardavvikelsen beskriver ankomstens spridning. Även trenderna för antalet fåglar på Jurmo och Hangö fågelstation presenteras. Ur tabellen framkommer parameterestimat, deras standardfel (SE), t-värde och p-värde. Signifikansnivåer: 0,1 = ', 0,05 = \*, 0,01 = \*\* och 0,001 = \*\*\**

Variabel	Parameter	Estimat	SE	t-värde	p-värde	Signifikans
Ankomst	Intercept	154	78,62	1,96	0,058	'
	År	-0,061	0,039	-1,55	0,130	
Ankomst för tidiga flyttarna	Intercept	167	82,17	2,04	0,050	*
	År	-0,069	0,041	-1,69	0,101	
Standardavvikelse	Intercept	-1,91	6,125	-0,312	0,757	
	År	0,002	0,003	0,66	0,517	
Antal på Jurmo	Intercept	8,18	13,60	0,601	0,552	
	År	-0,001	0,007	-0,15	0,883	
Antal på Halias	Intercept	52,6	14,42	3,65	<0,001	***
	År	-0,024	0,007	-3,27	0,002	**





Figur 7. Tidstrenden åren 1979–2015 för a) ankomsten av de tidiga flyttarna till Hangö och Jurmo fågelstationer och b) antalet lövsångare på Hangö (röd) och Jurmo (blå) fågelstationer. Streckade linjer beskriver icke-signifikanta resultat ( $p > 0,05$ ) och heldragna linjer signifikanta resultat ( $p < 0,05$ ).

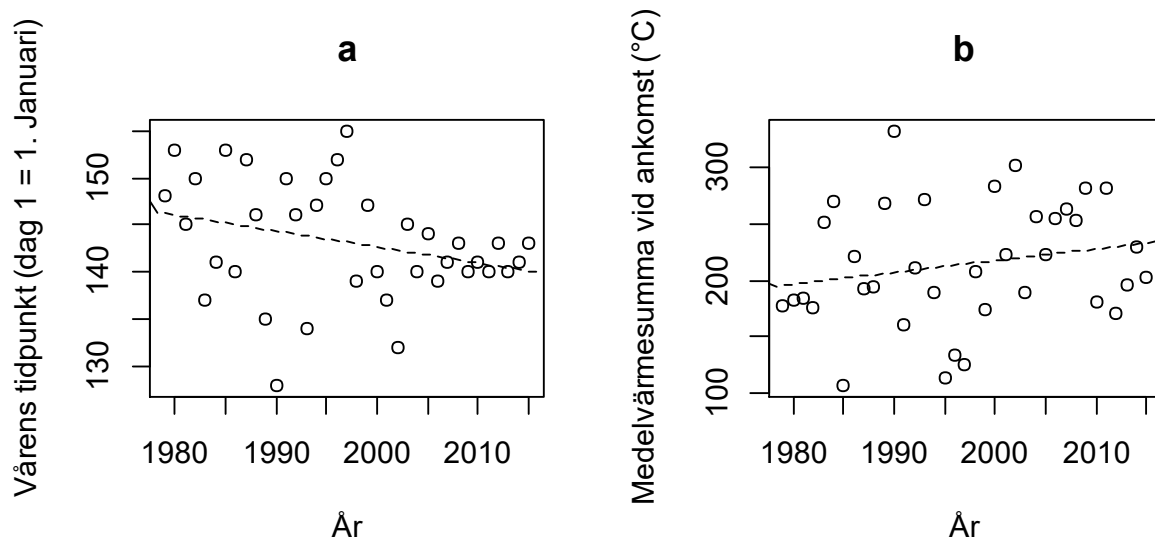
### 3.4 Vårens tidpunkt och sommarens väder

Det fanns en icke-signifikant ( $p = 0,08$ ) trend för våren att infalla tidigare under perioden 1979–2015 (tabell 8, figur 8). Enligt analysen har våren kommit i medeltal 0,17 dagar tidigare per år under den granskade tidsperioden. Vårvariabeln uppvisade dock inga signifikanta trender oberoende om hela ankomstkurvan användes som vikt eller endast den första tredjedelen. Temperaturen och nederbörden i juni uppvisade heller inga signifikanta trender.

När vårens tidpunkt jämfördes med lövsångarens flyttbeteende (tabell 9) märktes det att både när lövsångaren i medeltal flyttat och när de tidiga fåglarna flyttat hade signifikant liknande trender med vårens tidpunkt. Desto tidigare vår desto tidigare flyttade lövsångaren. Pearsons korrelationstest för när lövsångarna i medeltal flyttat ( $r(35) = 0,38$ ,  $p = 0,019$ ) och för när de tidiga fåglarna flyttat ( $r(35) = 0,43$ ,  $p = 0,008$ ) visade att mellanårsvariationerna i lövsångarens flyttningstidpunkt korrelerade signifikant med vårens tidpunkt. Figur 9 illustrerar hur vårens tidpunkt och lövsångarens flyttningstidpunkt betett sig under forskningsperioden.

Tabell 8. Tidstrender i vår och väder för åren 1979–2015. År fungerade som förklarande variabel i de linjära regressionsanalyserna. Responsvariablerna var vårens ankomst, vårvariabeln, vårvariabeln för tidiga flyttarna, temperatur i juni och nederbörd i juni. Ur tabellen framkommer parameterestimat, deras standardfel (SE), t-värden och p-värden. Signifikansnivåer: 0,1 = ', 0,05 = \*, 0,01 = \*\* och 0,001 = \*\*\*

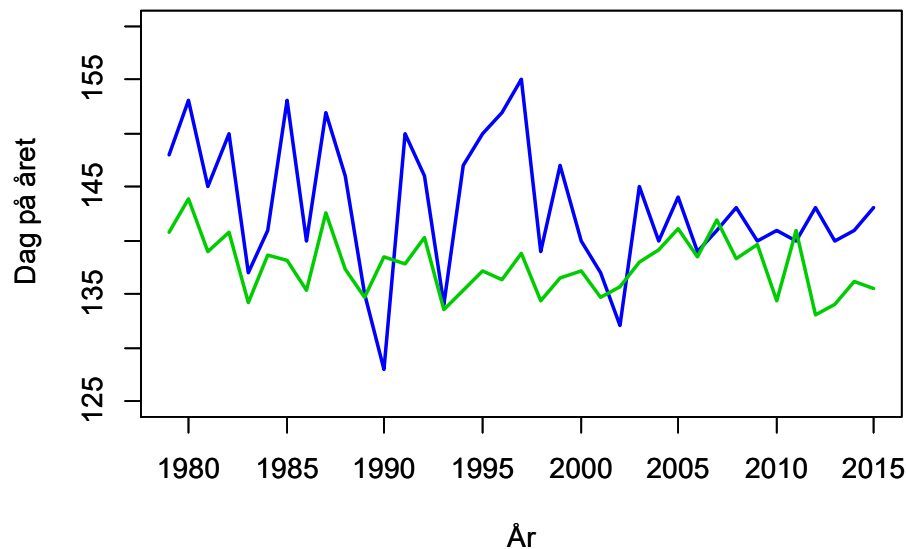
Variabel	Parameter	Estimat	SE	t-värde	p-värde	Signifikans
Vårens ankomst	Intercept	477	186	2,56	0,015	*
	År	−0,167	0,093	−1,793	0,082	'
Vårvariabeln	Intercept	−1710	1520	−1,13	0,267	
	År	0,947	0,759	1,247	0,221	
Vårvariabeln för tidiga flyttarna	Intercept	−1450	1420	−1,03	0,312	
	År	0,792	0,710	1,116	0,271	
Temperatur	Intercept	16,1	51,9	0,31	0,758	
	År	−0,001	0,026	−0,045	0,964	
Nederbörd	Intercept	−28,7	19,9	−1,44	0,159	
	År	0,015	0,010	1,538	0,133	



Figur 8. Tidstrender i a) vårens tidpunkt och b) vårvariabeln, från år 1979 till 2015 i södra Finland. Vårvariabeln visas som medelvärmesumman ( $^{\circ}\text{C}$ ) på forskningsområdet vid tidpunkten då lövsångaren i medeltal anlänt. Streckade linjer beskriver icke-signifikanta resultat ( $p > 0,05$ ) och heldragna linjer signifikanta resultat ( $p < 0,05$ ).

Tabell 9. Sambandet mellan lövsångarens flyttning och vårens tidpunkt för åren 1979–2015. Regressionsanalysernas responsvariabler var tidpunkten då en lövsångare i medeltal anlänt i södra Finland och tidpunkten för när de tidiga flyttarna anlänt. Vårens tidpunkt (vår) och år var förklarande variabler i båda analyserna. Ur tabellen framkommer parameterestimaten, deras standardfel (SE), t-värden och p-värden. Signifikansnivåer: 0,1 = ', 0,05 = \*, 0,01 = \*\* och 0,001 = \*\*\*

Variabel	Parameter	Estimat	SE	t-värde	p-värde	Signifikans
Ankomst	Intercept	86,54	81,87	1,06	0,298	
	År	-0,037	0,039	-0,951	0,348	
	Vår	0,142	0,068	2,079	0,045	*
Ankomst för de tidiga flyttarna	Intercept	86,912	83,984	1,035	0,308	
	År	-0,041	0,040	-1,023	0,313	
	Vår	0,168	0,070	2,406	0,022	*



Figur 9. Vårens tidpunkt (blå), och när de tidiga flyttarna anlänt i södra Finland på våren (grön).

### 3.5 Häckningsframgången i relation till våren och sommaren

För att hitta den mest parsimoniska modellen för att förklara trender och mellanårsvariationer av lövsångarens häckningsframgång i södra Finland mellan åren 1987 och 2015, jämfördes åtta tävlande modeller med olika vädervariabler. Förutom vårvariabeln, som är mest central för hypotesen om trofisk skiljaktighet, granskades samtidigt eventuella effekter av temperatur och regnmängd i juni. Eftersom vårvariabeln för hela flyttningskurvan och för den första tredjedelen av flyttningskurvan inte skiljde sig märkbart från varandra i de tidigare analyserna, användes vårvariabeln för hela flyttningskurvan för denna analys.

Lövsångarens häckningsframgång förklarades bäst av år och temperatur (tabell 10). De andra modellerna hade alla ett  $\Delta AICc$ -värde som var större än två, alltså var den bästa modellen tydligt mera parsimonisk än de andra. Den tidsmässiga årliga partiella trenden hos den mest parsimoniska modellen var negativ  $-0,0048 \pm 0,0020$  SE ( $t = -2,438$ ;  $df = 26$ ;  $p = 0,0219$ ; tabell 11) och temperaturen i juni påverkade häckningsframgångsindexet positivt, med  $0,0241$  enheter/ $^{\circ}\text{C} \pm 0,0020$  SE ( $t = 2,284$ ;  $df = 26$ ;  $p = 0,0308$ ; tabell 11).

Tabell 10. Informationsteoretiskt modellval utgående från AICc av multipla regressionsmodeller för lövsångarens häckningsframgång åren 1987–2015 som en funktion av alternativa förklarande variabler. Förutom variabeln år som beskriver en tidsmässig trend, evaluerades olika kombinationer av följande vädervariabler: temperatur (medeltal för juni), regn (i juni) och vårvariabeln. Tabellen anger förklarande variabler, antal estimerade parametrar, negativ log-likelihood, samt värden för AICc och  $\Delta AICc$  (skillnad i AICc från bästa modellen)

Förklarande variabler	Antal parametrar	Negativ log-likelihood	AICc	$\Delta AICc$
År + temperatur	4	-30,68	-51,68	0
År	3	-28,03	-49,09	2,59
År + vårvariabeln + temperatur	5	-30,68	-48,76	2,93
År + regn	4	-28,72	-47,77	3,92
År + temperatur * regn	6	-31,33	-46,84	4,84
År + vårvariabeln	4	-28,06	-46,50	5,19
År + vårvariabeln + regn	5	-28,82	-45,11	6,58
År + vårvariabeln + temperatur * regn	7	-31,42	-43,55	8,14

Tabell 11. Resultatet för regressionsanalysen med den modellen som beskriver mellanårsvariationerna i häckningsframgången bäst i södra Finland mellan åren 1987 och 2015 enligt AIC-analysen. År och temperatur är förklarande variabler och häckningsframgången responsvariabeln. Tabellen anger parameterestimat för år och temperatur, deras standardfel (SE), t-värden och p-värden. Signifikansnivåer: 0,1 = ', 0,05 = \*, 0,01 = \*\* och 0,001 = \*\*\*

Parameter	Estimat	SE	t-värde	p-värde	Signifikans
Intercept	9,360	3,953	2,368	0,026	*
År	-0,005	0,002	-2,438	0,022	*
Temperatur	0,024	0,011	2,284	0,031	*

## 4. Diskussion

De viktigaste prediktionerna som testades var ifall lövsångarpopulationens häckningsframgång och populationstäthet minskat och ifall det skett förändringar i vårens tidpunkt och sommarens väder, samt möjliga korrelationer mellan dessa olika variabler som skulle kunna tyda på trofisk skiljaktighet. Populationstätheten och häckningsframgången hade de facto en minskande trend men inga signifikanta trender hittades i vårens tidpunkt eller sommarens väder. Lövsångarens flyttningstidpunkt påvisade heller ingen trend. Vårens tidpunkt kunde dock delvis förklara lövsångarens flyttningstidpunkt. Lövsångarens föda, larverna på björk, visade tydliga inomårstoppar, men mest iögonfallande var de stora skillnaderna i den årliga totala mängden larver. I den slutliga analysen förklarades variationen i häckningsframgången bäst av tidstrenden och temperaturen i juni istället för av vårens tidpunkt, vilket tyder på att trofisk skiljaktighet inte är den huvudsakliga orsaken till lövsångarens populationsminskning i södra Finland. Prediktionerna kommer härnäst att diskuteras mot bakgrunden av resultaten, varefter resultaten dras samman till en slutsats. Även alternativa orsaker till lövsångarens populationsminskning och häckningsframgång kommer att tas upp.

### 4.1 En jämförelse mellan vårens tidpunkt och lövsångarens flyttningstidtabell

Ett kriterium för att trofisk skiljaktighet ska spela en betydande roll i lövsångarens häckningsframgång, är att lövsångaren inte kan justera sin ankomst på ett ändamålsenligt sätt i förhållande till vårens varierande fenologi på häckningsområdet. Detta testades med *prediktionerna 3 och 4*. Eftersom en tidigare ankomst till häckningsområdet minskar den trofiska skiljaktigheten, antog prediktion 3 att lövsångarens flyttningstidpunkt hållits relativt lika.

Datum för ankomst i medeltal samt ankomst av de tidiga lövsångarna uppvisade inte i denna studie en statistiskt signifikant tidstrend. Detta skiljer sig från resultatet i Jonzén *et al.* (2006), som påvisade att lövsångaren anländer tidigare till sina nordliga häckningsområden med en effekt på  $-0,28$  dagar/år i datum då 10 % anlänt och  $-0,20$  dagar/år i datum då 50 % anlänt. På Capri i Italien var tidstrenden för lövsångarens 50 % ankomstdatum rentav  $-0,38$  dagar/år. I Storbritannien har lövsångaren tidigarelagt sin häckning mellan 0,09 och 0,14 dagar/år årsperioderna 1965–1989 och 1990–2007 beroende på det forskade området (Morrison *et al.*

2015) och på Gotland med kring 0,2 dagar/år åren 1990–2012 (Hedlund *et al.* 2015). Varför detta inte kan ses i resultaten i denna studie kan möjligen bero på skillnader i geografi, klimat eller i typen av tillgängliga data. Det är dock inte så långsökt att anta att lövsångaren tidigarelagt sin ankomst även i Finland en aning, och estimatet för analysen i denna studie ligger inte väldigt långt ifrån andra studiers estimat, även om trenden inte kunde påvisas vara signifikant.

Trots att lövsångaren är en långdistansflyttare vars flytt påverkas av dygnsrytmen som beror på fotoperioden, kan den ha tidigarelagt sin ankomst genom en genetisk mikroevolutionär respons på selektionstrycket mot tidigare häckning eller genom en fenotypisk plastisk respons till trender i väder och klimatmönster på övervintringsområdet eller migrationsrutten, eller båda. Faktorer som kan orsaka en tidigare häckning kan vara att migrationsfarten ökar till exempel på grund av fördelaktigare vindar (Richardson 1990, Liechti och Bruderer 1998, Åkesson och Hedenström 2000) eller att migrationen börjar tidigare. Det går dock inte att uttala sig om saken med säkerhet.

*Prediktionerna 4 och 5* berör klimatförändringen och dess påverkan på vårens tidpunkt och somrarnas temperatur och regnighet. Till hypotesen om trofisk skiljaktighet hör att våren kommer tidigare på grund av klimatförändringen. Det bör dock beaktas att det i teorin är möjligt att trofisk skiljaktighet slår till bara vissa år även om det inte finns en trend i vårens tidpunkt. Då kan medeltalet ligga på en jämn nivå medan trofisk skiljaktighet orsakar en sämre häckningsframgång bara vissa år vilket leder till en populationsminskning. Enligt regressionsanalysen finns det en statistisk tendens mot en tidigare vår. Det är möjligt att detta kan ha lett till trofisk skiljaktighet. Vårvariabeln har däremot inte genomgått signifikanta förändringar, vilket skulle kunna tyda på att lövsångaren kunnat kompensera en aning med att anlända tidigare till sitt häckningsområde, eller alternativt, att varken lövsångarens ankomst eller värmesumman förändrats märkbart. Som tidigare nämnts, kan den tidigare ankomsten bero på en genetisk respons och en respons i beteende eller en kombination av dessa. Somrarnas temperaturer och regnmängder uppvisade inte signifikanta trender men då data granskades märktes relativt stora mellanårsvariationer.

Resultaten för analyserna om vårens och flyttningens relation visade att långtidstrenderna i vårens och flyttningens tidpunkt korrelerade signifikant och att mellanårsvariationerna också korrelerade signifikant både för hela ankomstkurvan och för de tidiga flyttarna. Styrkan för

positiva korrelationen var 0,38 för hela ankomstkurvan och 0,43 för den första tredjedelen. Det kan konstateras att det verkar som om lövsångaren har kapacitet att anpassa sig delvis till långtidstrender och mellanårsvariationer i vårens tidpunkt, och på så vis minskas antagligen effekten av trofisk skiljaktighet. Dock är det svårt att veta var den kritiska gränsen går för hur mycket lövsångaren kan anpassa sig och en hur stor försening från våren som leder till negativa effekter som syns i häckningsframgången. Den, enligt ett antal olika forskningar med olika arter, iakttaga positiva korrelationen mellan trender i populationstäthet och graden av tidigareläggning i häckningstidpunkt, tyder på att populationer skulle påverkas negativt av att försena sig från våren (Both *et al.* 2006, Sparks *et al.* 2007, Møller *et al.* 2008). En anpassad ankomst av lövsångaren kan alltså möjligtvis fungera som en motkraft mot de negativa effekterna av trofisk skiljaktighet i detta skede.

#### 4.2 Larvernars fenologi

En av prediktionerna, *prediktion 2*, som handlar om att det finns en larvtopp på våren, stöddes delvis av resultaten. Utan en distinkt och smal topp i födotillgänglighet som kräver noggrann anpassning av fåglarna, skulle teorin om trofisk skiljaktighet inte vara ett relevant hot för lövsångarens häckningsframgång. Resultaten visar att det de facto förekommer en statistiskt identifierbar topp i vårens larvabundans kring dag 156, alltså ungefär 5 juni. Toppen är ändå vanligtvis ganska bred och nivån i larvabundans sjunker inte speciellt lågt före den börjar stiga igen mot sommartoppen, som är ungefär lika hög som vårtoppen. Vidare varierar tidpunkten för larvtoppen inte med många dagar från år till år, om man bortser från år 2015, som verkar ha varit ett dåligt larvår utan tydlig topp överhuvudtaget. Tidpunkten för vårtoppen antas bestämmas av temperaturerna på våren. Studien Visser *et al.* (2006) visade till exempel att larvbiomassa i ekar i Nederländerna var anpassad till temperaturen på våren. Toppen i larvbiomassa påverkades speciellt starkt av temperaturer mellan 8 mars och 17 maj. En varmare vår och försommar kan alltså leda till en tidigare larvtopp. I och med endast fyra år med larvdata kan den hypotesen dock inte studeras i detta arbete.

Eftersom ungarna behöver mest mat just före de lämnar boet skulle man kunna tänka sig att lövsångaren vinner mest på att anpassa ca 10–14 dagar gamla ungar till larvtoppen. Lövsångaren anlände i medeltal 21 maj under forskningsperioden och den estimerade toppen



för larvabundans på våren var 5 juni. Lövsångaren är alltså i medeltal ganska bra anpassad till larvtoppen då ungarna kan förväntas behöva mest mat om den börjar häcka direkt efter ankomst. Enligt den tidigare nämnda studien Visser *et al.* (2006) som gjordes på talgoxar i Nederländerna var toppen av larvförekomst påverkad av temperaturer från 8 mars till 17 maj. Häckningsdatum påverkades däremot av en aning tidigare temperaturer (16 mars – 20 april). Detta är oftast inte ett problem eftersom perioderna korrelerar med varandra vilket gör att fåglarna kan häcka under rätt tidpunkt. På grund av klimatförändringen korrelerar perioderna dock inte mera på samma sätt i alla områden. Detta kan ha lett till trofisk skiljaktighet eftersom talgoxarna då lägger sina ägg för sent. I studien blev ägglägningsdagen bara 0,3 dagar tidigare för var dag som toppen av larvabundansen blev tidigare. Vilka tidsperioders temperaturer som styr lövsångarens häckning och toppen av larvabundans i södra Finland är oklart, men ifall de inte styrs av samma tidsperioder kan klimatförändringen leda till trofisk skiljaktighet eftersom ungarnas största födobebehov då kan börja inträffa nära dalen mellan vår- och sommartoppen i larvabundans. Trots den identifierbara larvtoppen på våren, uppvisar larvfenologin flera viktiga drag som ifrågasätter betydelsen av trofisk skiljaktighet hos lövsångaren. Fast lövsångaren totalt skulle missa larvtoppen på våren, ser larvsituationen inte katastrofal ut om det finns mycket larver det året. Det att lövsångaren emellanåt lägger en annan kull senare på sommaren (Cramp och Brooks 1992 och referenser däri), kan tänkas vidare minska larvtoppens betydelse på våren.

Ett mycket tydligt mönster var de stora skillnaderna i larvabundans mellan åren, som kunde ses både i GAMM-analysen där fenologin antogs vara samma, samt i LMM-analysen av larvtoppen på våren, där fenologin fick variera mellan år. Det sämsta larvårets abundanstopp når inte ens till samma nivå som dalen mellan vår- och sommartoppen de andra åren (figur 5), och i ljuset av larvtoppen på våren för endast fyra år, kan totala mängden larver variera nästan tiofaldigt mellan bra och dåliga år. Eventuellt har den allmänna nivån larver en större påverkan för fåglarnas födoutbud varje given tidpunkt på året än tidpunkten på topparna (Lindén 2018). Med de observerade stora skillnaderna i totala mängden larver verkar den tanken trovärdig. Också enligt en undersökning (Maziarz och Wesolowski 2010) i Polen varierade totala mängden larver stort. Till exempel var toppmängden för år 2003 fyra gånger högre än toppmängden för 2005 på forskningsområdet. Totalabundansen av larver kan i sin tur tänkas bero på väderförhållanden så som temperatur och regn. Också användning av insekticider, förändringar i jordbruket och förändringar i andel lövskog kan tänkas påverka mängden larver och insekter mera allmänt.

Mängden insekter har de facto minskat i många europeiska länder samt över hela världen, vilket ofta kopplas till förändringar i markanvändning (Sánchez-Bayo och Wyckhuys 2019). Detta spekuleras kunna påverka insektätande häckfåglar i Europa (Pettersson *et al.* 1995, Newton 2008).

#### 4.3 Trofisk skiljaktighet

För att trofisk skiljaktighet ska komma ifråga som förklaring till en försämrad häckningsframgång för lövsångaren i södra Finland, borde vårens skede vid lövsångarens ankomst förklara mellanårsvariationen i häckningsframgången, såsom *prediktion 6* förutspår. Enligt modellvalsresultaten följer häckningsframgången dock mellanårsvariationer i sommarens temperatur bäst jämfört med de andra kandidaterande variablerna. Endast sommarens temperatur och variabeln *år* korrelerade med häckningsframgången signifikant. Vidare eftersom vårens tidpunkt enligt analysen inte spelar en stor roll, tyder det på att trofisk skiljaktighet inte är ett relevant fenomen för lövsångarens situation i södra Finland. Härnäst diskuteras olika förklaringar till varför lövsångaren inte konsekvent och signifikant påverkas av trofisk skiljaktighet i södra Finland. Det bör dock påpekas att trofisk skiljaktighet också kan slå till hårt bara vissa år och ha en stark effekt på häckningsframgången utan att det syns som en signifikant effekt i långtidstrender.

Migrerande arter som inte kan anpassa sin ankomst flexibelt till förhållandena på häckningsområdet och som är beroende av en temporär stark ökning i abundans av föda är speciellt benägna att drabbas av trofisk skiljaktighet. I ljust av fyra år med data om larvers förekomst genom lövsångarens häckningssäsong, är larvtoppen på våren inte så spetsig och distinkt som man borde vänta sig för att trofisk skiljaktighet skulle vara viktigt (Lindén 2018) och larvabundansen minskar inte märkbart före den ökar igen. Vidare uppvisar värmesumman vid lövsångarens ankomst till Finland ingen trend i tid så som kunde förväntas ifall klimatförändringen lett till trofisk skiljaktighet. Betydelsen av trofisk skiljaktighet beror också på graden till vilken artens produktivitet eller överlevnad begränsas av trofiska interaktioner (Miller-Rushing *et al.* 2010). Fåglar med mera generalistiska dieter kan därför tänkas påverkas mindre av förändringar i en specifik födas abundans.

Mallord *et al.* (2016) undersökte grönsångarens, *Phylloscopus sibilatrix*, födovanor och

känslighet för trofisk skiljaktighet i Storbritannien, och speciellt artens bredd i valet av föda. Grönsångaren är en nära släkting till lövsångaren (de hör båda till *Phylloscopus* släktet) och har liknande födo- och flyttningsvanor, alltså kan vissa paralleller mellan arterna dras. Mallord *et al.* (2016) kom fram till att fastän grönsångarna tidigarelagt sin häckning, hade de ändå inte gjort det i lika hög grad som toppen av larvabundans, som var starkt anpassad till temperaturen på våren. Trots att larver var den huvudsakliga födan som matades till ungarna kunde inte en tydlig anpassning mellan häckningsframgång och larvbiomassa i omgivningen hittas. Författarna drog slutsatsen att avsaknaden av en tydlig effekt var på grund av att grönsångaren är en generalist beträffande sitt födoval, vilket möjliggör att den kan häcka framgångsrikt tack vare andra födokällor vid sidan om larver. Larverna som utgjorde fåglarnas huvudsakliga föda och fåglarnas häckning var alltså de facto inte så anpassade till varandra som man kunnat tänka sig och synkroniserade häckare hade endast en liten fördel jämfört med sådana som inte lyckats anpassa sin häckning lika bra till toppen av larvabundans. När larverna började minska, började grönsångare fånga flugor i en högre grad istället. De använde sig också av spindlar och andra evertetrater. Flera undersökningar (Krupa 2004, Cramp och Brooks 1992 och referenser däri) visar att lövsångaren också använder sig av andra insekter än larver och därmed eventuellt kan kompensera för fluktuationer i mängden larver, vilket kan vara en orsak till att lövsångaren inte påverkas av trofisk skiljaktighet så starkt.

Också studien Maziarz och Wesołowski (2010) är gjord på grönsångaren, dess föda och häckning. I studien anpassade grönsångaren inte sin reproduktion till larvtoppen. Största behovet av föda var två veckor efter larvtoppen, men detta hade inte en effekt på ungarnas utveckling. Ungarnas diet varierade inte mycket mellan år och habitat men varierade starkt inom säsongen. När mängden larver i naturen avtog, minskade mängden larver också i ungarnas diet. Detta komparerades med att öka mängden bevingade insekter trots att gröna larver dock var den föredragna födan. Grönsångarna påverkades inte nämnvärt av de stora årliga fluktuationerna i larvbiomassa. Författarna spekulerade att den totala mängden larver kanske påverkar mera än toppen i larvabundans, och att en så kallad gräns i larvabundans måste underskridas för att mängden larver ska påverka grönsångarungarna negativt. Lövsångaren är kanske inte heller beroende av larvtoppen och kan kompensera med annan föda. Sannolikt påverkar också den årliga totalabundansen föda mera än tidpunkten på toppen i larvabundans. Därför kan man tänka att trofisk skiljaktighet inte är ett så stort problem för den, speciellt för

att det finns gott om insekter i barrskogar, som södra Finland i huvudsak består av, som den kan mata sina ungar med istället.

En orsak till att lövsångaren i Finland kanske inte minskat på grund av trofisk skiljaktighet, är alltså också att nordliga skogshabitat är karaktäriserade av en större andel barrträd jämfört med sydligare skogar. Barrträd har senare, svagare och bredare larvtoppar än lövträd (Gibb och Betts 1963, Van Balen 1973, Eeva *et al.* 2000, Burger *et al.* 2012), vilket gör nordliga habitat mindre säsongartade då det kommer till utbud av föda. Det att barrträd dominerar i södra Finland kan alltså vara orsaken till att trofisk skiljaktighet inte är ett problem för lövsångaren på forskningsområdet i denna avhandling. Till exempel Sanz (1998) påvisade att larvers betydelse i dieten hos svartvita flugsnappare minskade i områden med mera barrträd. I barrskogar finns kanske andra insekter som förekommer i stor mängd även senare på sommaren med vilka fåglarna kan kompensera, till skillnad från områden som domineras av lövträd och där insekttoppen är tydligare och viktigare.

Fastän denna studie inte kan påvisa trofisk skiljaktighet hos lövsångaren, har hypotesen om trofisk skiljaktighet fått mycket stöd i Nederländerna med svartvita flugsnapparen och mesar. Detta kan bero på någon av de två tidigare nämnda orsakerna: en generalistisk diet och andelen barrträd, eller en kombination av dem. Den svartvita flugsnapparen är möjligen mindre flexibel i sin diet än lövsångaren vilket lett till att den är känsligare för trofisk skiljaktighet än familjen *Phylloscopidae*. Den svartvita flugsnapparen anses vara relativt specialiserad på larver vilket har lett till minskande fågelungsmassa, trots att föräldrarna kan försöka kompensera med alternativ föda (Samplonius *et al.* 2016). Skillnaden kan också bero på geografi. Den svartvita flugsnapparen är möjligen mera beroende av larver som föda i Holland än i Finland eftersom det inte på samma sätt finns ersättande föda i skogarna i Nederländerna som i de mera barrskogsbetonade skogarna längre norrut.

Trots att trofisk skiljaktighet inte verkar orsaka en signifikant nedgång i lövsångarens häckningsframgång finns det dock andra fördelar med att anlända tidigt på häckningsområdet förutom synkronisering med toppen av larvabundans. Tidig häckning kan vara till fördel eftersom fåglarna då har en längre säsong på sig för häckning, för ersättande kullar och för andra kullar senare i säsongen (Wesołowski 1985). Detta kan driva till selektion av tidigare flyttare trots att trofisk skiljaktighet inte är ett problem.

#### 4.4 Lövsångarens häckningsframgång, populationstäthet och möjliga orsaker till populationsminskningen

Trots att resultaten i denna avhandling inte stöder hypotesen om trofisk skiljaktighet som orsak till en försämrad häckningsframgång och därmed minskande populationstäthet, har häckningsframgången och populationstätheten ändå minskat. Enligt resultatet i AIC-analysen beskrev temperaturen i juni variationen i häckningsframgången bäst. Därför diskuteras härnäst varför sommarens temperatur kan ha haft en effekt på häckningsframgången samt andra alternativa orsaker till en försämrad häckningsframgång och minskning av populationstätheten.

*Prediktion 1* handlade om huruvida lövsångarens populationstäthet och häckningsframgång minskat i södra Finland. Enligt de gjorda analyserna har båda variablerna minskat signifikant, fast minskningen i populationstätheten är tydligare än vad den är i häckningsframgången. Ifall den sjunkande populationstätheten orsakas av häckningsframgången går det dock inte att uttala sig om. Trots att häckningsframgången inte minskat så starkt och därför kan tänkas inte vara huvudorsaken för den starka populationsminskningen, visar data och analysen inte den absoluta häckningsframgången utan ett jämförbart värde med det först mätta året. I teorin kan häckningsframgången alltså ha varit så pass låg genom hela den studerade perioden att den med åren lett till en jämnt minskande populationstäthet. För att explicit granska reproduktionens och överlevnadens roll i populationens dynamik, behövs en separat demografisk analys, till exempel med en åldersstrukturerad matrismodell (Öst *et al.* 2016). Häckningsframgången har dock en nedgående trend och kan delvis förklaras av temperaturen i juni. Ju varmare junimånad, desto bättre häckningsframgång hade lövsångaren.

På häckningsområdet kan förändringar i temperatur orsakade av förändringar i klimatet leda till en försämrad häckningsframgång, vilket *prediktion 5* tar upp. Lika som i denna avhandling fann också Thingstad *et al.* (2014) att lövsångarens populationstäthet på ett område i mellersta Norge förklarades delvis av medeltemperaturen i juni. Detta stöder tanken om att temperaturen i juni kan ha en påverkan på häckningsframgången. Kalla och regniga somrar förknippas ofta med en lägre häckningsframgång (till exempel Lehikoinen *et al.* 2009) eftersom ungarna lider en större chans av att drabbas av hypotermi då det är kallt och de blir våta. Då behöver de också mera energi för att hålla upp värmen. Tyvärr är dock insektätande fåglars föda inaktivare under

regniga och kalla förhållanden och det blir svårt för ungarna och föräldrarna att hitta tillräckligt med föda. Den totala häckningsframgången påverkas alltså av temperaturen genom att flere ungar drabbas av hypotermi, svält och predation efter kläckning (Erikstad och Spidsø 1982). Också oväntade köldknäppar kan tänkas vara speciellt skadliga för ungarna och även regn i sig kan påverka speciellt markhäckande fåglars häckningsframgång. På marken häckande insektivorer är troligtvis känsliga för förändringar i mönster av nederbörd, eftersom regnet påverkar deras förmåga att förse ungarna med föda (Keller och van Noordwijk 1994) och mortaliteten hos ungarna kan öka ifall marken på vilket boet är byggt blir för vått.

*Asymmetrisk klimatförändring* kan leda till att ungarna upplever ovanligt kalla och regniga förhållanden under de kritiska dagarna efter kläckning trots att fåglarna kunnat anpassa sig till vårens tidpunkt. Med asymmetrisk klimatförändring menas fenomenet då en viss period i den årliga cykeln förändras snabbare än andra perioder (Ahola *et al.* 2004, Ludwig *et al.* 2006, Lehikoinen *et al.* 2009). Det förändrade upplevda klimatet efter kläckning kan vara förklaringen till att lövsångarens och många andra arters häckningsframgång gått ner. Fenomenet minskar i princip chansen för att ungarna kläcks då när klimatet är mest optimalt. Detta sker exempelvis då vårtemperaturerna ha en stigande trend medan temperaturerna i början av somrarna inte har en likadan trend. Detta skulle kunna vara fallet på forskningsområdet i denna avhandling eftersom våren visar en tendens för att ha blivit varmare medan temperaturen i juni inte gör det. Asymmetrisk klimatförändring kan leda till att fåglar anpassar sig till den tidigare våren och häckar tidigare men att ungarna kläcks då det ännu är kallare än vad de är vana vid, vilket leder till en försämrad häckningsframgång. Detta tros ha skett med temperaturerna i norra Europa under vintern och våren som förespås stiga snabbare än temperaturerna på sommaren och hösten (IPCC 2007).

Lövsångaren är ett exempel på en art som minskat relativt snabbt i norra Europa och kan ha påverkats av asymmetrisk klimatförändring om den tidigarelagt sin häckning mycket. I teorin borde arter som litar på signaler i klimatet för att räkna ut tidpunkten för optimal flyttning och häckning, i motsats till arter som i större grad följer med dygnsrytmen, påverkas mindre starkt av asymmetrisk klimatförändring (Walther *et al.* 2002). Enligt analyserna i denna avhandling har lövsångaren dock kunnat tidigarelägga sin ankomst till häckningsområdet till en grad vilket leder till att den eventuellt kan lida av de negativa effekterna som asymmetrisk klimatförändring medför. Asymmetrisk klimatförändring behöver dock eventuellt inte slå till alla år, utan kan

också påverka bara vissa år. Stora mellanårsvariationer kan göra att det inte går att se en trend trots att betydelsen av vissa dåliga år är stor. En påverkan på populationstätheten kan förekomma ifall den relativa mängden så kallade dåliga år och bra år inte är i balans. Enligt denna teori borde år med sena vårar ha en bättre häckningsframgång än år med tidiga vårar eftersom ungarna då kläcks när det är tillräckligt varmt.

Hur lång den kritiska perioden för ungarnas överlevnad efter kläckningen är beror på artens livshistoriestrategi, men tex orren, *Tetrao tetrix*, och tjädern, *Tetrao urogallus*, har visat sig vara känslig i 10 dagar efter kläckningen. Då kan ungarna inte ännu flyga, är beroende av insekter som föda och kan lätt drabbas av hypotermi (Ludwig *et al.* 2006, Hissa *et al.* 1983). Också Zbinden och Salvioni (2004) märkte en positiv korrelation mellan temperatur och häckningsframgång under den kritiska perioden. En liten fågel, såsom lövsångaren, kan upprätthålla sin egen kroppstemperatur först vid 7 dagars ålder (Tiainen 1983), alltså kan det tänkas att den är speciellt känslig före det, men antagligen också en tid därefter.

Variation i predationstryck, habitatförändringar och möjligheter att producera ersättande eller multipla kullar kan också ha en påverkan på häckningsframgången (Roos 2002, Evans *et al.* 2010). Bopredation är en betydande faktor för häckningsframgången hos markhäckande arter (Malpas *et al.* 2013). Därför kan predationstryckets intensitet och tidpunkt vara av stor betydelse för lövsångarpopulationers tillbakagång. Även förändringar i häckningshabitatet kan vara en orsak till nedgången av många fågelpopulationer. Till exempel tros habitatförstörelse orsakad av skogsbruksmetoder i södra Storbritannien vara en orsak till att lövsångarpopulationer som häckar i skogarna på området minskat (Stostad och Menéndez 2014).

Som redan nämnt i introduktionen föredrar lövsångaren unga successionsstadier i skogar. Den föredrar också lövskogar, speciellt björk, men är relativt flexibel. Rena granskogar brukar den inte trivas i så bra. Trots att lövsångaren är relativt generalistisk i sin häckningsmiljö och kan tänkas vara mindre påverkad av förändringar i skogsmiljön än många andra arter, kan stora förändringar i skogarna i södra Finland tänkas leda till fluktuationer i lövsångarens populationstäthet på området. Unga skogar på forskningsområdet har haft en först kraftigt sjunkande trend tills 1950-talet varefter de haft en kraftigt stigande trend och andelen björkskogar har varit mycket liten på 1970-talet men har därefter ökat. Unga skogar har blivit



allt mera grandominerade (Korhonen *et al.* 2017). Det verkar alltså som om lövsångarens prefererade habitat, sedan 1970- och 80-talet då lövsångaren börjat minska, ökat i form av mängden unga skogar och björkskogar, men att en större andel av de unga skogarna blivit grandominerade vilket lövsångaren inte föredrar. Det är svårt att säga ifall dessa mönster kan ha haft en andel i minskningen av lövsångarens populationstäthet eller ifall det är någon annan förändring i skogarna som kan ha lett till den observerade minskningen av lövsångare.

Förutom trofisk skiljaktighet finns det ett flertal alternativa förklaringar till lövsångarens populationsminskning i södra Finland som inte har att göra med en försämrad häckningsframgång eller förändringar på häckningsområdet. Delorsaker till en nedgående populationstrend kan eventuellt hittas på övervintringsområdet eller längs migrationsrutten i form av ökad mortalitet. Till exempel har det spekulerats att situationen i Sahelzonen och mera allmänt norra och mellersta Afrika leder till minskande överlevnad under vinterhalvåret. Klimatförändringen har lett till ett varmare Afrika överlag och en torrare Sahelzon (Hulme *et al.* 2001). Det finns en korrelation mellan årlig överlevnad av många afro-palaearktiska arter och regnmängden i övervintringsområden i Afrika (Newton 2008 och Zwarts *et al.* 2009 samt referenser i dem). Lövsångaren och ett flertal andra arter antas bli påverkade av torka och habitatförstörelse orsakad av mänsklig verksamhet på sitt övervintringsområde (Thingstad *et al.* 2014). Klimatet på övervintringsområdet kan alltså, om effekten är tillräckligt stark, ha en betydande påverkan på många häckande afro-palaearktiska fågelpopulationers dynamik, eventuellt också på lövsångarens. Det har också spekulerats om habitatförstörelse i skogarna söder om Sahara kan vara en delorsak till lövsångarens populationsminskning (Thingstad *et al.* 2014).

Alternativa orsaker till lövsångarens populationsminskning kan, förutom på övervintringsområdet, också hittas längs migrationsrutten. Hos migrerande fåglar kan mortaliteten under migrationen vara hög eftersom risken för predation, sjukdomar, utmattning, brist på föda samt extrema väderförhållanden är högre då (Newton 2008). I och med Saharas spridning kan resan försvåras vilket kan leda till en högre mortalitet (Zwarts *et al.* 2009), vilket skulle kunna till en del förklara minskningen av många afro-palaearktiska populationer. Mortaliteten är vanligtvis mycket högre under migrationen jämfört med perioder av häckning och övervintring (till exempel Sillett och Holmes 2002 och Klaassen *et al.* 2014). Dessutom verkar mortaliteten under vårmigrationen vara högst under flykten över Sahara och också



allmänt större hos fågelarter som tvingas flyga över Sahara för att nå sitt häckningsområde (Klaassen *et al.* 2014). En relativt stor mängd inte klarar av flykten över öknen. Därför kan det tänkas att flytten över Sahara kan vara ett skede i lövsångarens livscykel som kan leda till en nedgående populationstrend om återkommande problem uppstår.

Även indirekta effekter av förändringar i habitat och livsskeden bör beaktas. En mortalitetstopp kan bero på förhållanden i ett tidigare skede på den årliga migrations-, häcknings- och övervintringscykeln. Till exempel kan en hög mortalitet under vårmigrationen bero på dålig tillgång till föda på övervintringsområdet vilket leder till att fåglarna måste flytta i ett försvagat tillstånd. Förhållandena i Afrika kan alltså även tänkas ha långsiktigare effekter än en direkt mortalitet. Övervintringsområdets klimat kan på så vis också ha en indirekt påverkan på reproduktionsförmågan på häckningsområdet ifall fåglarna anländer i ett svagare tillstånd än normalt. Zwarts *et al.* (2009) har föreslagit att detta skulle kunna vara fallet hos afro-palaearktiska sångfåglar under vårmigrationen efter torra vintrar i Afrika.

#### 4.5 Slutsatser och spekulationer

Lövsångarpopulationen i södra Finland har halverats under cirka tre decennier. Häckningsframgången har också minskat men snarast marginellt. I denna studie granskades betydelsen av trofisk skiljaktighet på lövsångaren då den anländer till sitt häckningsområde, samt påverkan av sommarens väder. Andra faktorer, såsom överlevnaden under vinterhalvåret, kan också vara väldigt viktiga för populationens dynamik, men granskades inte närmare i denna studie.

Resultaten visar att våren de facto har blivit en aning tidigare, vilket kan ha lett till att fenologierna hos lövsångaren och dess föda inte längre är lika bra anpassade till varandra. Våren verkar ändå ha framskridit ungefär lika långt nu som tidigare då lövsångaren väl anlant till Finland. Lövsångaren verkar kunna anpassa sig till vårens ankomst i viss utsträckning, antagligen med hjälp av en kombination av både evolutionära och beteendemässiga anpassningar. En skillnad i fenologierna hos lövsångaren och dess föda har därför inte bevisligen lett till förändringar i häckningsframgången, vilket tyder på att lövsångaren eventuellt inte är så beroende av larvtoppens tidpunkt. Andra orsaker, så som den absoluta mängden föda och somrarnas temperatur, är mer sannolikt faktorer som påverkar häckningsframgången.

Analyserna visar att medeltemperaturen i juni hade en signifikant positiv effekt på häckningsframgången. Sommarens temperatur kan tänkas spela en viktig roll för ungarnas överlevnad eftersom varma somrar minskar risken för hypotermi. Dessutom är varma somrar antagligen bättre larvår än kalla somrar som kan leda till en lägre larvabundans. Temperaturen verkar vara en viktig faktor för lövsångarens häckningsframgång i södra Finland och därför eventuellt också en bidragande orsak till den minskande populationstätheten på området. Minskningen i populationstätheten kan dock också bero på andra faktorer förutom en svag häckningsframgång.

Sammanfattningsvis kan det konstateras att lövsångaren i södra Finland inte verkar påverkas nämnvärt av trofisk skiljaktighet. Häckningsframgången har minskat något och påverkas negativt av låga medeltemperaturer i juni, men inte av regnmängd eller hur långt våren framskridit. Vidare är larvtopparna på våren ganska breda, och dalen mellan vår och sommartoppen är så grund att larvtoppens tidpunkt knappast har en avgörande betydelse för

lövsångaren, även om den vore helt specialiserad på larver. Orsaken till den branta populationsminskningen är antagligen en kombination av sommarens temperatur och faktorer som kan hittas längs migrationsrutten eller på övervintringsområdet. Det är möjligt att sommarens temperatur fungerar som en flaskhals ifall lövsångarens anpassning till en asymmetrisk klimatförändring har en tillräckligt stark effekt på populationsdynamiken, och likaså kan exempelvis torkan i Sahelzonen leda till betydande negativa konsekvenser.

Med tanke på framtida forskning vore det intressant att reda ut orsakerna till populationsminskningen noggrannare, till exempel med att jämföra variationer i artens populationstäthet med regnmängden på dess övervintringsområde på södra sidan om Sahara. För att vidare forska om en konstant låg häckningsframgång kan leda till en populationsminskning, borde det göras en formell demografisk analys för att påvisa reproduktionens och överlevnadens roll i en population. Eftersom en anpassning till en asymmetrisk klimatförändring skulle kunna leda till en sämre häckningsframgång och minskande populationstäthet, vore det också intressant att undersöka närmare hur klimatet efter kläckning påverkar häckningsframgången och om det skett några förändringar i vädret som lövsångaren upplever då den kläcks. Enligt hypotesen borde häckningsframgången vara bättre när våren är sen.

För vidare undersökningar inom trofisk skiljaktighet i Finland borde andra arter, både lång- och kortdistansflyttare, undersökas och lövsångarens situation följas upp. Fastän lövsångaren inte ännu påverkas starkt av trofisk skiljaktighet, kan situationen förändras när klimatförändringen framskrider. Ur bevarandebiologiskt perspektiv vore det nyttigt att veta hur stor skillnad mellan våren och ankomsten lövsångaren kan tåla före konsekvenserna syns i häckningsframgången. I och med att denna avhandling tyder på att trofisk skiljaktighet inte är så viktig i södra Finland, skulle det vara intressant att jämföra lövsångarpopulationer i Norden och i mellersta Europa, för att se ifall trofisk skiljaktighet faktiskt drabbar nordliga habitat mindre hårt än till exempel Holland, där trofisk skiljaktighet påverkar vissa arter mycket starkt, och varför det i så fall finns en skillnad mellan områdena.

En ytterligare utmaning för framtida forskning vore att direkt jämföra tidpunkten för larvtoppen och absoluta mängden larver med lövsångarens ankomst till sitt häckningsområde och dess häckningsframgång. För att detta skulle kunna vara möjligt borde larvdata samlas under en

längre tidsperiod för att en pålitlig analys skulle kunna göras. På så vis kunde man reda ut ifall larvtoppens tidpunkt, men i synnerhet den absoluta mängden larver per sommar, har en påverkan på häckningsframgången och populationstätheten, och hur larverna påverkas av regnmängd och temperatur under våren och sommaren.

Det har redan forskats mycket kring klimatförändringens påverkan på olika arter och genom vilka mekanismer påverkan sker, men det finns ännu mycket att ta reda på. Allt flera populationer minskar vilket gör att oron om den biologiska mångfalden och hotade arter ökar. Därför är intresset för att förstå mekanismerna bakom populationsminskningarna stort. Med mera klarhet i hur förändringarna i klimatet och habitatet påverkar arters häckningsframgång och populationstäthet, kan hoppeligen effektivare och precisare bevarandebiologiska åtgärder sättas in.

## Tillkännagivanden

Jag vill rikta ett stort tack till mina handledare Andreas Lindén och Markus Öst. Tack Andreas för all vägledning och den stora hjälpen med statistiken, samt introducerandet av detta intressanta ämne till mig. Markus vill jag tacka för de insiktsfulla kommentarerna som fick mig att vidare fördjupa mig i mitt ämne och utan tvekan ledde till ett bättre arbete. Tack vare er och det här arbetet har jag lärt mig otroligt mycket!

Jag vill också tacka Tapio Eeva och hans team på Turun Yliopisto för att jag fick delta i deras fältarbete och för data som jag fick till förfogande, samt alla värdefulla insikter kring mitt ämne. Även Markus Piha vill jag tacka för SSP-indexen som spelar en essentiell roll i den här avhandlingen. Hangö och Jurmo fågelstationer vill jag tacka för data om lövsångarens flyttning och Finlands meteorologiska institut för tillgång till väderdata. Utan generös delgivning av data från alla dessa parter skulle detta arbete inte ha varit möjligt. Tillslut vill jag även tacka Societas pro Fauna et Flora Fennica för den finansiella hjälpen.

## Litteraturförteckning

- Ahola M., Laaksonen T., Sippola K., Eeva T., Rainio K. & Lehikoinen E. 2004. *Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates*. *Global Change Biology* 10: 1610–1617.
- Amar A., Hewson C., Thewlis R., Smith K., Fuller R., Lindsell J., Conway G., Butler S. & MacDonald M. 2006. *What's happening to our woodland birds? Longterm changes in the populations of woodland birds*. BTO Research Report 169. BTO, Thetford.
- Badeck F., Bondeau A., Böttcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J. & Sitch S. 2004. *Responses of spring phenology to climate change*. *New Phytologist* 162: 295–309.
- Bauer Z., Trnka M., Baueroová J., Možný M., Štěpánek P., Bartošová L. & Žalud Z. 2010. *Changing climate and the phenological response of great tit and collard flycatcher populations in floodplain forest ecosystems in Central Europe*. *International Journal of Biometeorology* 54: 99–111.
- Bellamy P., Hill R., Rothery P., Hinsley S., Fuller R. & Broughton R. 2009. *Willow warbler *Phylloscopus trochilus* habitat in woods with different structure and management in southern England*. *Bird Study* 56: 338–348.
- Berthold P. 1990. *Genetics of Migration* i Gwinner E. (ed) *Bird Migration*: 269–280. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Berthold P. 1991. *Patterns of avian migration in light of current global 'greenhouse' effects: a central European perspective*. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*: 780–786.
- Berthold P. & Querner U. 1992. *The annual cycle of the blackcap (*Sylvia atricapilla*) on the Cape Verde Islands: characteristics, environmental and genetic control*. *Proceedings of the Seventh Pan-African Ornithological Congress*: 327–336.
- Berthold P. 1996. *Control of bird migration*. London: Chapman and Hall.
- BirdLife International. 2015. *European red list of birds*. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.
- BirdLife International. 2016. *Phylloscopus trochilus*. The IUCN red list of threatened species 2016. Hämtad 4.7.2019 från [iucnredlist.org/species/22715240/87636348](http://iucnredlist.org/species/22715240/87636348).
- BirdLife International. 2017. *European birds of conservation concern: populations, trends and national responsibilities*. Cambridge: BirdLife International.
- Both C. & Visser M. 2001. *Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird*. *Nature* 411: 296–298.
- Both C. & Visser M. 2005. *The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits*. *Global Change Biology* 11: 1606–1613.

- Both C., Bouwhuis S., Lessells C. & Visser M. 2006. *Climate change and population declines in a long-distance migratory bird*. *Nature* 441: 81–83.
- Both C., Van Asch M., Bijlsma R., Van den Burg A. & Visser M. 2009a. *Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations?* *Journal of Animal Ecology* 78: 73–83.
- Both C., Van Turnhout C., Bijlsma R., Siepel H., Van Strien A. & Foppen R. 2009b. *Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats*. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 1259–1266.
- Bozhko S. 1958. *Materials on warblers breeding and feeding in a park in suburban Leningrad*. *Vestnik Leningrad Gos. University* 15: 81–92.
- Burger C., Belskii E., Eeva T., Laaksonen T., Mägi M., Mänd R., Qvarnström A., Slagsvold T., Veen T., Visser M., Wiebe K., Wiley C., Wright J. och Both C. 2012. *Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation*. *Journal of Animal Ecology* 81: 926–936.
- Burnham K. & Anderson D. 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. 2. upplaga. New York: Springer.
- Coppack T. & Both C. 2002. *Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change*. *Ardea* 90: 369–378.
- Cotton P. 2003. *Avian migration phenology and global climate change*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 12219–12222.
- Cramp S. & Brooks D. (eds.) 1992. *Handbook of the birds of Europe, the middle east and north africa: The birds of the western palearctic, Volume 6: Warblers*. Oxford: Oxford University Press.
- Cresswell W. & McCleery R. 2003. *How great tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature*. *Journal of Animal Ecology* 72: 356–366.
- Eeva T., Veistola S. & Lehikoinen E. 2000. *Timing of breeding in subarctic passerines in relation to food availability*. *Canadian Journal of Zoology* 78: 67–78.
- Eeva T., Lehikoinen E., Rönkä M., Lummaa V. & Currie D. 2002. *Different responses to cold weather in two pied flycatcher populations*. *Ecography* 25: 705–713.
- Erikstad K. & Spidsø T. 1982. *The influence of weather on food intake, insect prey selection and feeding behaviour in willow grouse chicks in northern Norway*. *Ornis Scandinavica* 13: 176–182.
- Evans A., Smith K., Bucklingham D. & Evans J. 2010. *Seasonal variation in breeding performance and nestling diet of Cirl Buntings *Emberiza cirrus* in England*. *Bird Study* 44: 66–79.
- Fuller R., Noble D., Smith K. & Vanhinsbergh D. 2005. *Recent declines in populations of*

- woodlandbirds in Britain: a review of possible causes*. British Birds 98: 116–143.
- Gibb J. & Betts M. 1963. *Food and food-supply of nestling tits (Paridae) in Breckland pine*. Journal of Animal Ecology 32: 489–533.
- Gordo O., Brotons L., Ferrer X. & Comas P. 2005. *Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds?* Global change Biology 11: 12–21.
- Gwinner E. 1996. *Circadian and circannual programmes in avian migration*. The Journal of Experimental Biology 199: 39–48.
- Harrington R., Woiwod I. & Sparks T. 1999. *Climate change and trophic interactions*. Trends in Ecology & Evolution 14: 146–150.
- Hedenström A. & Pettersson J. 1987. *Migration routes and wintering areas of willow warblers Phylloscopus trochilus (L.) ringed in Fennoscandia*. Ornis Fennica 64: 137–143.
- Hedlund J., Jakobsson S., Kullberg C. & Fransson T. 2015. *Long-term phenological shifts and intra-specific differences in migratory change in the willow warbler Phylloscopus trochilus*. Journal of Avian Biology 46: 97–106.
- Heldbjerg H. & Fox T. 2008. *Long-term population declines in Danish trans-Saharan migrant birds*. Bird Study 55: 267–279.
- Hissa R., Saarela S., Rintamäki H., Lindén H. & Hohtola E. 1983. *Energetics and development of temperature regulation in capercaillie Tetrao urogallus*. Physiological Zoology 56: 141–151.
- Hulme M., Doherty R., Ngara T., New M. & Lister D. 2001. *African climate change: 1900–2100*. Climate Research 17: 145–168.
- IPCC. 2007. *Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K., Tignor M. och Miller H. (eds.). Cambridge och New York: Cambridge University Press.
- Jenni L. & Kéry M. 2003. *Timing of autumn bird migration under climate change: Advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants*. Proceedings of the Royal Society B 70: 1467–1471.
- Johnson J. B. & Omland K. S. 2004. *Model selection in ecology and evolution*. Trends in Ecology & Evolution 19: 101–108.
- Jonzén N., Lindén A., Ergon T., Knudsen E., Vik J., Rubolini D., Piacentini D., Brinch C., Spina F., Karlsson L., Stervander M., Andersson A., Waldenström J., Lehikoinen A., Edvardsen E., Solvang R. & Stenseth, N. 2006. *Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds*. Science 312: 1959–1961.
- Keller L. & van Noordwijk A. 1994. *Effects of local environmental conditions on nestling growth in the great tit Parus major L*. Ardea 82: 349–362.



- Klaassen R., Hake M., Strandberg R., Koks B., Trierweiler C., Exo K., Bairlein F. & Alerstam T. 2014. *When and where does mortality occur in migratory birds? Direct evidence from long-term satellite tracking of raptors*. Journal of Animal Ecology 83: 176–84.
- Korhonen K., Ihalainen A., Ahola A., Heikkinen J., Henttonen H., Hotanen J.-P., Nevalainen S., Pitkänen J. Sandström M. och Viiri H. 2017. *Suomen metsät 2009-2013 ja niiden kehitys 1921-2013*. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 59/2017. Helsinki: Luonnonvarakeskus.
- Krupa M. 2004. *Food of the willow warbler Phylloscopus trochilus nestlings: Differences related to the age of nestlings and sex of feeding parents*. Acta Ornithologica 39: 45–51.
- Laaksonen T., Ahola M., Eeva T., Väisänen R. & Lehikoinen E. 2006. *Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the pied flycatcher*. Oikos 114: 277–290.
- Lehikoinen A. & Vähätalo A. 2000. *Phenology of bird migration at the Hanko bird observatory, Finland, in 1979–1999*. Tringa 27: 150–224.
- Lehikoinen E., Gustafsson E., Aalto T., Alho P., Klemola H., Laine J., Normaja J., Numminen T. & Rainio K. 2003. *Varsinais Suomen linnut*. Turku: Turun Lintutieteellinen Yhdistys.
- Lehikoinen E., Sparks T. & Zalakevicius M. 2004. *Arrival and departure dates*. Advances in Ecological Research 35: 1–31.
- Lehikoinen A., Byholm P., Ranta E., Saurola P., Valkama J., Korpimäki E., Pietiäinen H. & Henttonen H. 2009. *Reproduction of the common buzzard at its northern range margin under climate change*. Oikos 118: 829–836.
- Liechti F. & Bruderer B. 1998. *The relevance of wind for optimal migration theory*. Journal of Avian Biology 29: 561–568.
- Lindén A. 2011. *Using first arrival dates to infer bird migration phenology*. Boreal Environment Research, 16 (Suppl. B): 49–60.
- Lindén A., Meller K. & Knappe J. 2017. *An empirical comparison of models for the phenology of bird migration*. Journal of Avian Biology 48: 255–265.
- Lindén A. 2018. *Adaptive and nonadaptive changes in phenological synchrony*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A. 115: 5057–5059.
- Ludwig G., Alatalo R., Helle P., Linden H., Lindström J. & Siitari H. 2006. *Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse*. Proceedings of the Royal Society of London Series B 273: 2009–2016.
- Mallord J., Orsman C., Christinacce A., Stowe T., Charman E. & Gregory R. 2016. *Diet flexibility in a declining long-distance migrant may allow it to escape the consequences of phenological mismatch with its caterpillar food supply*. Ibis 159: 76–90.
- Malpas L., Kennerley R., Hirons G., Sheldon R., Ausden M., Gilbert J. & Smart J. 2013. *The use of predator-exclusion fencing as a management tool improves the breeding success of waders on lowland wet grassland*. Journal of Nature Conservation 21: 37–47.

- Marra P., Hobson K. & Holmes R. 1998. *Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes*. *Science* 282: 1884–1886.
- Mason C. 1997. *Association between willow warbler *Phylloscopus trochilus* territories and birch in woodlands in southeastern England*. *Ibis* 139: 411–412.
- Maziarz M. & Wesołowski T. 2010. *Timing of breeding and nestling diet of wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* in relation to changing food supply*. *Bird Study* 57: 540–552.
- Miller-Rushing A., Høye T., Inouye D. & Post E. 2010. *The effects of phenological mismatches on demography*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 3177–3186.
- Morecroft M., Taylor M., Ellwood S. & Quinn S. 2001. *Impacts of deer herbivory on ground vegetation at Wytham Woods, central England*. *Forestry* 74: 251–257.
- Morrison C., Robinson R., Clark J. & Gill, J. 2010. *Spatial and temporal variation in population trends in a long-distance migratory bird*. *Diversity & Distributions* 16: 620–627.
- Morrison C., Robinson R., Clark J., Risely K. & Gill J. 2013. *Recent population declines in Afro-palaearctic migratory birds; the influence of breeding and non-breeding seasons*. *Diversity & Distributions* 19: 1051–1058.
- Morrison C., Robinson R., Clark J., Leech D. & Gill J. 2015. *Season-long consequences of shifts in timing of breeding for productivity in willow warblers, *Phylloscopus trochilus**. *Bird Study* 62: 161–169.
- Møller A., Fiedler W. & Berthold P. 2004. *Birds and climate change*. London: Academic Press.
- Møller A., Rubolini D. & Lehikoinen E. 2008. *Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 16195–16200.
- Newton I. 2008. *The migration ecology of birds*. London: Academic Press.
- Nyström K. 1991. *On sex-specific foraging in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus**. *Canadian Journal of Zoology* 69: 462–470.
- Peach W., Baillie S. & Balmer D. 1998. *Long-term changes in the abundance of passerines in Britain and Ireland as measured by constant effort mist-netting*. *Bird Study* 45: 257–275.
- Pettersson R., Ball J., Renhorn K., Esseen P. & Sjöberg K. 1995. *Invertebrate communities in boreal forest canopies as influenced by forestry and lichens with implications for passerine birds*. *Biological Conservation* 74: 57–63.
- Piha M. 2014. *Sisämaan seurantapyynti: kannankehitys- ja poikastuottoindeksit 1987-2013*. *Linnut-vuosikirja* 2013: 108–115.
- R Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Richardson W. 1990. *Timing of bird migration in relation to weather: updated review*. Bird Migration: Physiology and Ecophysiology (ed. Gwinner E.): 78–101. Berlin: Springer.
- Robinson R., Freeman S., Balmer D. & Grantham M. 2007. *Cetti's warbler Cettia cetti: analysis of an expanding population*. Bird Study 54: 230–235.
- Roos S. 2002. *Functional response, seasonal decline and landscape differences in predation risk*. Oecologia 133: 608–615.
- Root T., Price J., Hall K., Schneider S., Rosenzweig C. & Pounds J. 2003. *Fingerprints of global warming on wild animals and plants*. Nature 421: 57–60.
- Rubolini D., Møller A., Rainio K. & Lehikoinen E. 2007. *Intraspecific consistency and geographic variability in temporal trends of spring migration phenology among European bird species*. Climate Research 35: 135–146.
- Saino N., Szép T., Romano M., Rubolini D., Spina F. & Møller AP. 2004. *Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird*. Ecology Letters 7: 21–25.
- Samplonius J., Kappers E., Brands S. & Both C. 2016. *Phenological mismatch and ontogenetic diet shifts interactively affect offspring condition in a passerine*. Journal of Animal Ecology 85: 1255–1264.
- Sánchez-Bayo F. & Wyckhuys K. 2019. *Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers*. Biological conservation 232: 8–27.
- Sanderson F., Donald P., Pain D., Burfield I. & Van Bommel F. 2006. *Long-term population declines in Afro-Palearctic migrant birds*. Biological Conservation 131: 93–105.
- Sanz J. 1998. *Effect of habitat and latitude on nestling diet of pied flycatchers Ficedula hypoleuca*. Ardea 86: 81–86.
- Schönfeld M. 1982. *Der Fitislaubsänger Phylloscopus trochilus*. Wittenberg: Die Neue Brehm-Bücherei.
- Sillett T., Holmes R. 2002. *Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle*. Journal of Animal Ecology 71: 296–308.
- Simms E. 1985. *British warblers*. London: New Naturalist, Collins.
- Southwood T. & Henderson P. 2000. *Ecological methods*. 3. upplaga. Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Sparks T., Huber K., Bland R., Crick H., Croxton P., Flood J., Loxton R., Mason C., Newnham J. & Tryjanowski P. 2007. *How consistent are trends in arrival (and departure) dates of migrant birds in the UK?* Journal of Ornithology 148: 503–511.
- Stostad H. & Menéndez R. 2014. *Woodland structure, rather than tree identity, determines the breeding habitat of willow warblers Phylloscopus trochilus in the northwest of England*. Bird Study 61: 246–254.

Tenow O. & Larsson S. 1987. *Consumption by needle-eating insects on scots pine in relation to season and stand age*. Holarctic Ecology 10: 249–260.

Thackerey S., Sparks T., Fredriksen M., Burthe S., Bacon P., Bell J., Botham M., Brereton T., Bright P., Carvalho L., Clutton-Brock T., Dawson A., Edwards M., Elliott J., Harrington R., Johns D., Jones I., Jones J., Leech D., Roy D., Scott W., Smith M., Smithers R., Winfield I. & Wanless S. 2010. *Trophic level synchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments*. Global Change Biology 16: 3304–3313.

Thaxter C., Joys A., Gregory R., Baillie R. & Noble D. 2010. *Hypotheses to explain patterns of population change among breeding bird species in England*. Biological Conservation 143: 2006–2019.

Thingstad P., Hogstad O. & Speed J. 2014. *The influence of climatic conditions in breeding grounds and migratory flyways on a subalpine Norwegian willow warbler *Phylloscopus trochilus* population*. Ornis Fennica 91: 23–33.

Tiainen J. 1983. *Ecological energetics of nestling growth willow warbler *Phylloscopus trochilus**. Annales Zoologici Fennici 20: 13–24.

Tiainen J., Vickholm M., Pakkala T., Piironen J. och Virolainen E. 1983. *The habitat and spatial relations of breeding *Phylloscopus* warblers and the goldcrest *Regulus regulus* in southern Finland*. Annales Zoologici Fennici 20: 1–12.

Valkama J., Vepsäläinen V. & Lehikoinen A. 2011. *Suomen III lintuatlas*. Luonnontieteellinen keskusmuseo ja ympäristöministeriö. Hämtad 9.5.2018 från atlas3.lintuatlas.fi.

Van Balen J. 1973. *A comparative study of the breeding ecology of the great tit *Parus major* in different habitats*. Ardea 61: 1–93.

Vatka E., Orell M. & Rytönen S. 2011. *Warming climate advances breeding and improves synchrony of food demand and food availability in a boreal passerine*. Global Change Biology 17: 3002–3009.

Venäläinen A., Tuomenvirta H. & Drebs S. 2005. *A basic finnish climate data set 1961–2000 - description and illustrations*. Helsinki: Finnish Meteorological Institute.

Vickery J., Ewing S., Smith K., Pain D., Bairlein F., Skorpilova J. & Gregory R. 2014. *The decline of Afro-Palaearctic migrants and an assessment of potential causes*. Ibis 156: 1–22.

Visser M., Both C. & Lambrechts M. 2004. *Global climate change leads to mistimed avian reproduction*. Advances in Ecological Research 35: 89–110.

Visser M., Holleman L. & Gienapp P. 2006. *Shifts in caterpillar biomass due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird*. Oecologia 147: 164–172.

Von Haartman L. 1956. *Territory in the pied flycatcher *Muscicapa hypoleuca**. Ibis 98: 460–475.

Vähätalo A., Rainio K., Lehikoinen A. & Lehikoinen E. 2004. *Spring arrival of birds depends*

*on the North Atlantic Oscillation*. Journal of Avian Biology 35: 210–216.

Väisänen R. & Lehikoinen A. 2013. *Suomen maallinnuston pesimäkannan vaihtelut vuosina 1975–2012*. Linnut-vuosikirja 2012: 62–81.

Walther G., Post E., Convey P., Menzels A., Parmesan C., Beebee T., Fromentin J-M., Hoegh-Guldberg O. & Bairlein F. 2002. *Ecological responses to recent climate change*. Nature 416: 389–395.

Wesołowski T. 1985. *The breeding ecology of the wood warbler Phylloscopus sibilatrix in primaeval forest*. Ornis Scandinavica 16: 49–60.

Wood S. 2011. *Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models*. Journal of the Royal Statistical Society (B) 73: 3–36.

Wood S. & Scheipl F. 2017. *gamm4: Generalized Additive Mixed Models using 'mgcv' and 'lme4'*. R package version 0.2–5. <https://CRAN.R-project.org/package=gamm4>.

Yapp W. 1962. *Birds and woods*. Oxford: Oxford University Press.

Zbinden N. & Salvioni M. 2004. *Bedeutung der Temperatur in der frühen Aufzuchtzeit für den Fortpflanzungserfolg des Birkhuhns Tetrao tetrix auf verschiedenen Höhestufen im Tessin Südschweiz*. Der Ornithologische Beobachter 101: 307–318.

Zwarts L., Bijlsma R., van der Kamp J. och Wymenga E. 2009. *Living on the edge - Wetlands and birds in a changing Sahel*. Zeist: KNNV Publishing.

Åkesson S. & Hedenström A. 2000. *Wind selectivity of migratory flight departures in birds*. Behavioral Ecology and Sociobiology 3: 140–144.

Öst M., Ramula S., Lindén A., Karell P. & Kilpi M. 2016. *Small-scale spatial and temporal variation in the demographic processes underlying the large-scale decline of eiders in the Baltic Sea*. Population Ecology 58: 121–133.